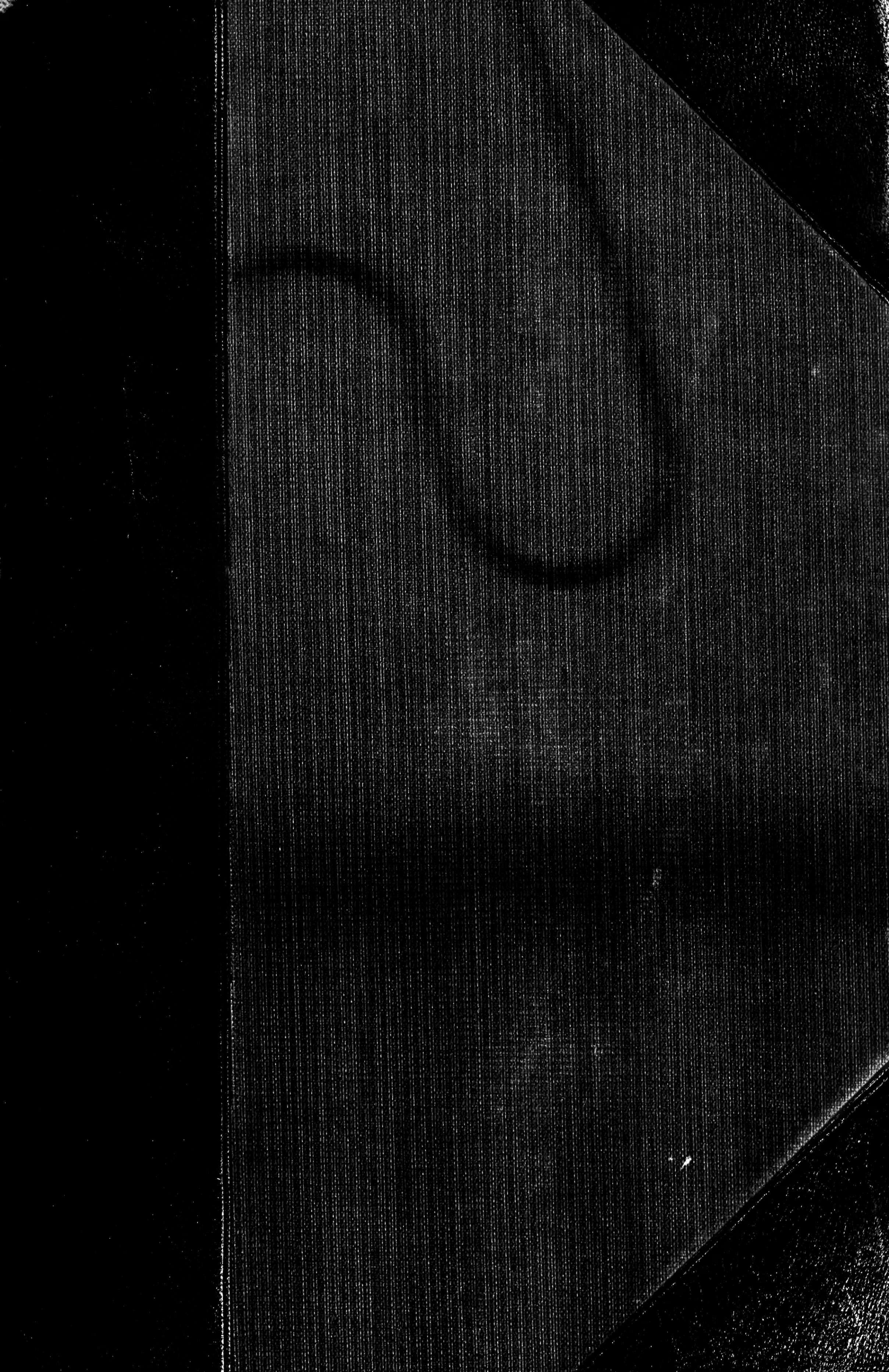
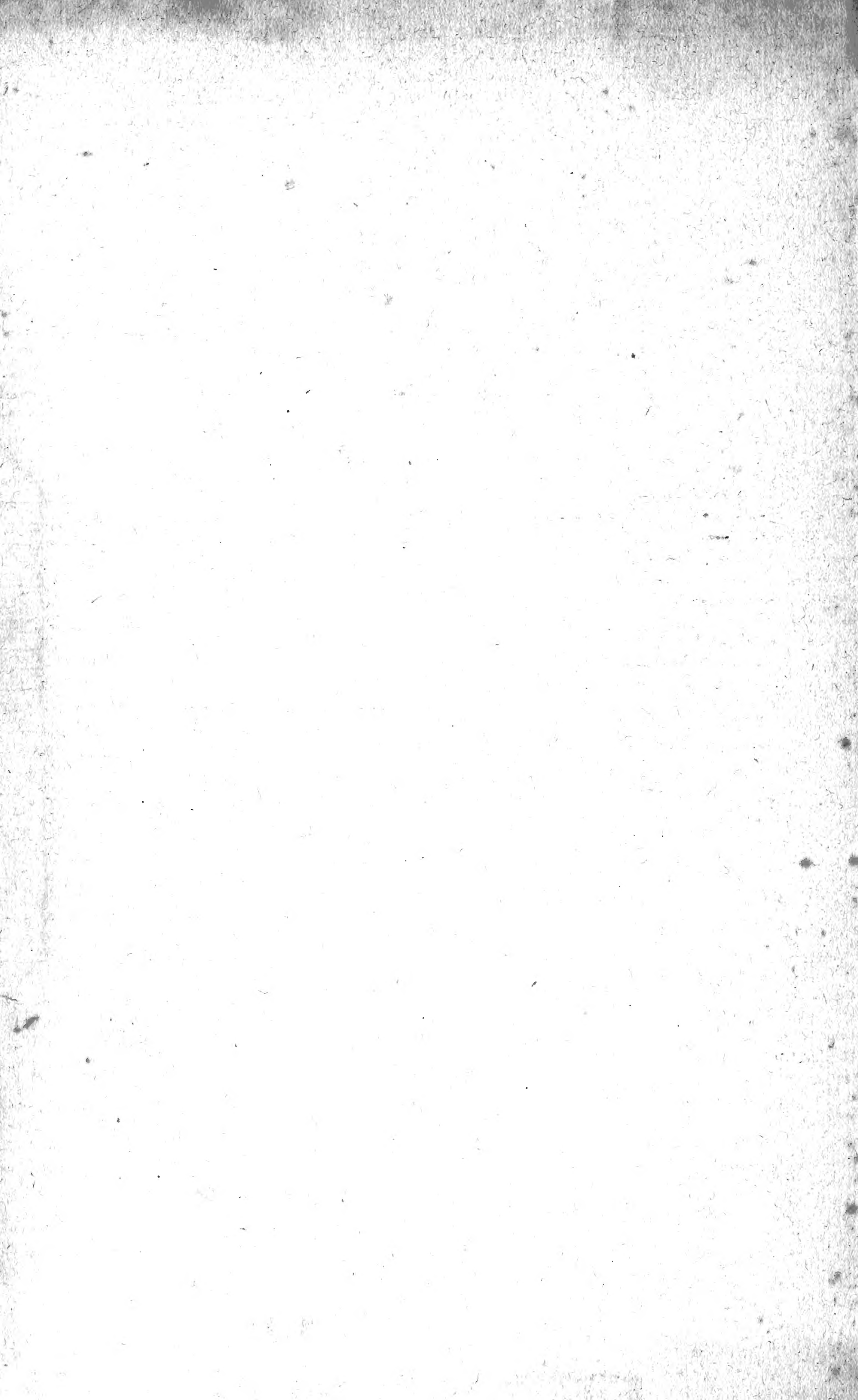
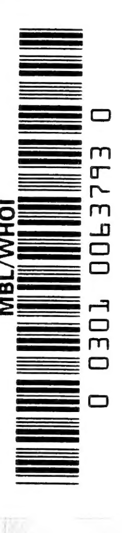
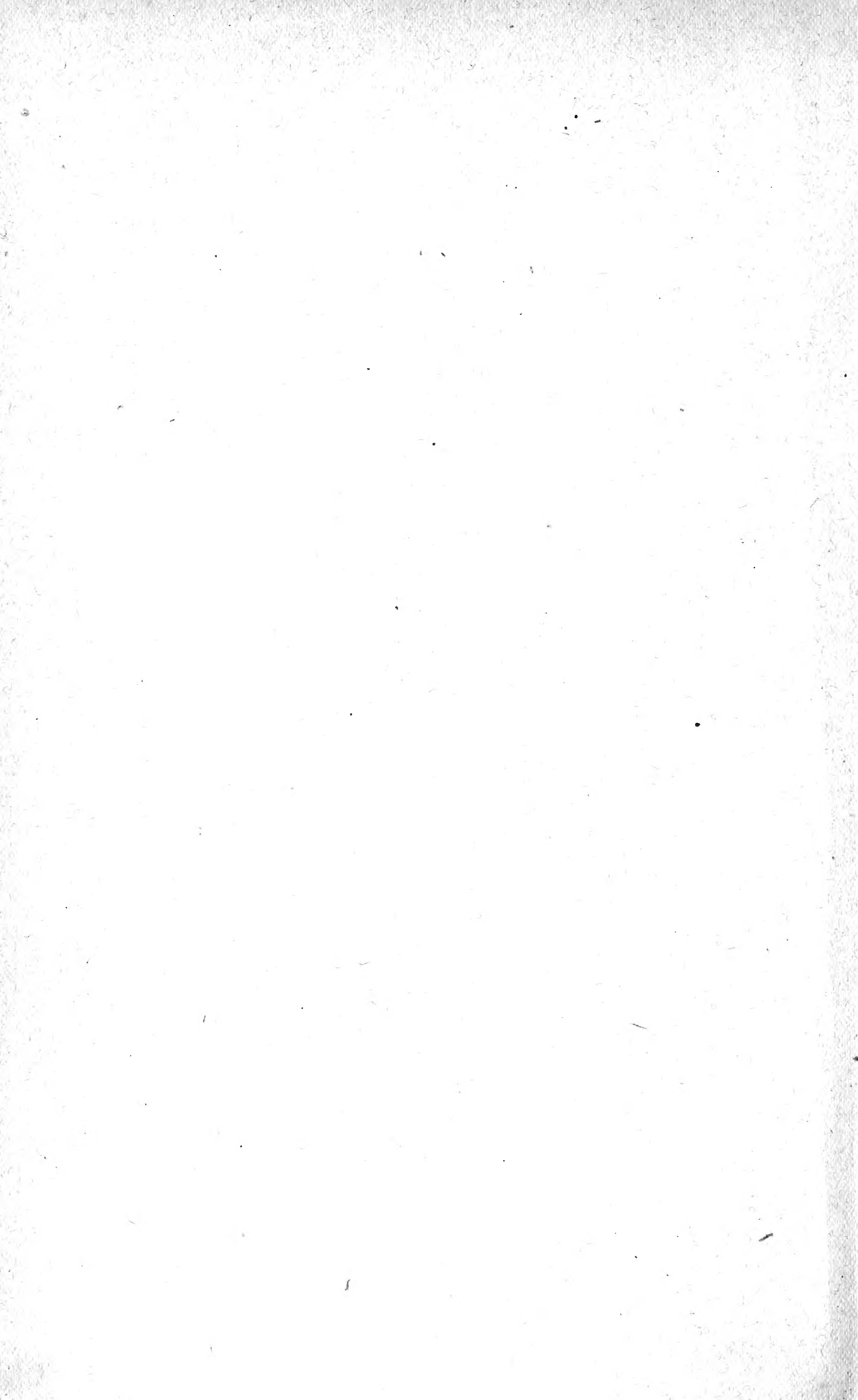
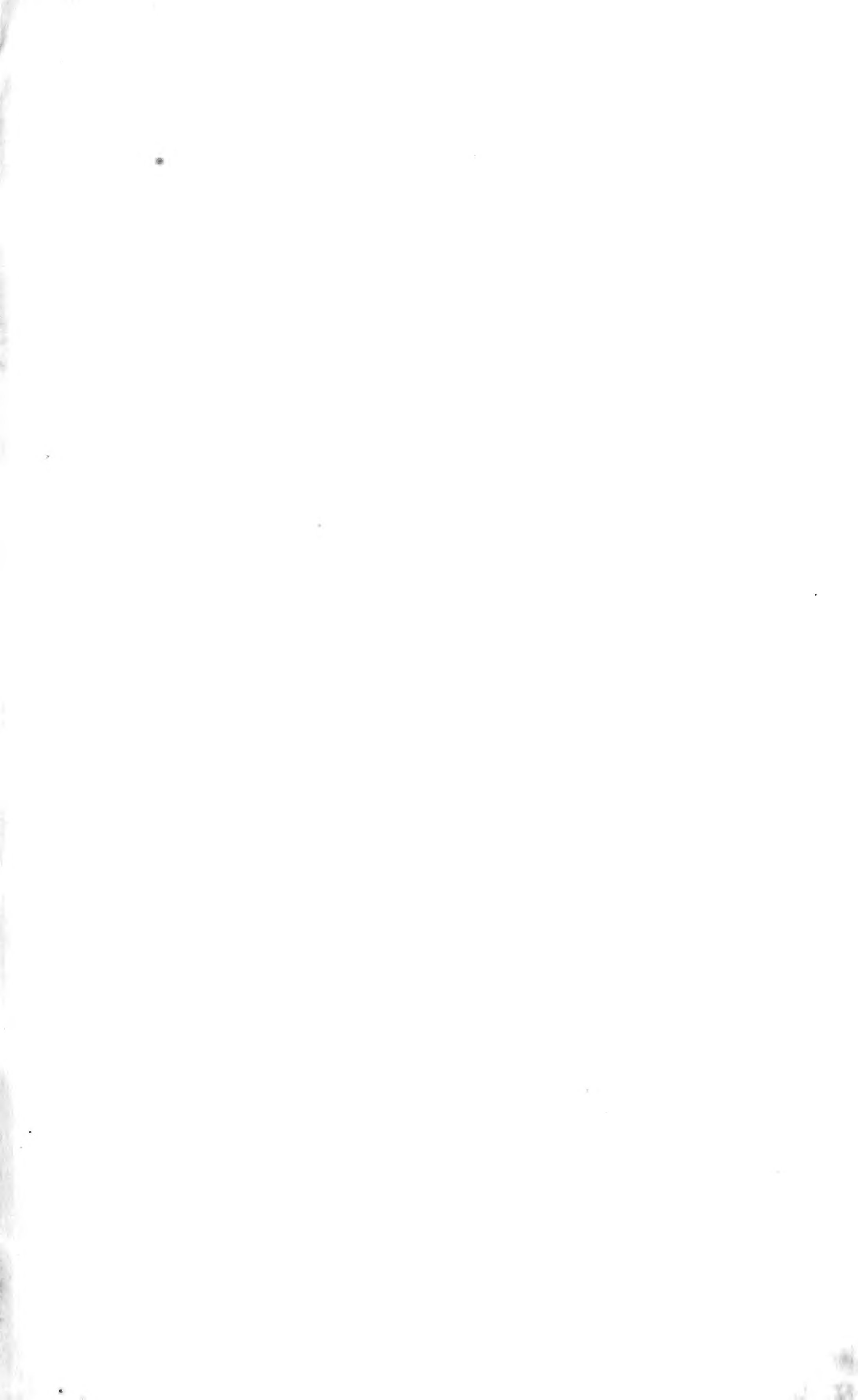












HANDBUCH
DER
VERGLEICHENDEN PHYSIOLOGIE

BEARBEITET VON

E. BABÁK (PRAG), S. BAGLIONI (SASSARI), W. BIEDERMANN (JENA), R. DU BOIS-REYMOND (BERLIN), F. BOTTAZZI (NEAPEL), E. v. BRÜCKE (LEIPZIG), R. BURIAN (NEAPEL), R. EHRENBERG (GÖTTINGEN), L. FREDERICQ (LÜTTICH), R. F. FUCHS (BRESLAU), S. GARTEN (GIESSEN), E. GODLEWSKI (KRAKAU), C. v. HESS (MÜNCHEN), J. LOEB (NEW-YORK), E. MANGOLD (FREIBURG), A. NOLL (JENA), H. PRZIBRAM (WIEN), J. STROHL (ZÜRICH-NEAPEL), R. TIGERSTEDT (HELSINGFORS), E. WEINLAND (ERLANGEN), O. WEISS (KÖNIGSBERG), H. WINTERSTEIN (ROSTOCK)

HERAUSGEGEBEN VON

HANS WINTERSTEIN
IN ROSTOCK

DRITTER BAND
PHYSIOLOGIE DES ENERGIEWECHSELS
PHYSIOLOGIE DES FORMWECHSELS

ERSTE HÄLFTE

I. TEIL

MIT 410 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1914

Inhalt des III. Bandes, 1. Hälfte.

Erster Teil.



Physiologie der Bewegung.

Von **R. du Bois-Reymond**, Berlin.

Allgemeine Physiologie der Bewegung.

Die Bewegung erscheint in dem gesamten Gebiete des tierischen und pflanzlichen Lebens in nur drei verschiedenen Formen, als Protoplasmabewegung, Flimmerbewegung und Muskelbewegung. Es muß angenommen werden, daß die Protoplasmabewegung, die sich bei den einfachsten Lebewesen findet, die Grundform ist, die sich nach zwei Richtungen entwickelt hat, so daß Flimmerbewegung und Muskelbewegung aus ihr entstanden sind.

Diese drei Formen der Bewegung, die allen tierischen und pflanzlichen Bewegungserscheinungen zugrunde liegen, sind im wesentlichen von zwei Gesichtspunkten untersucht worden: erstens, indem man der Grundursache der entstehenden Bewegung nachging und das Wesen der Bewegungsvorgänge selbst zu erforschen suchte, zweitens, indem man die Form der Bewegungen und die mechanischen Bedingungen, unter denen sie zustande kommt, ins Auge faßte. Aus diesen beiden Arten der Untersuchung sind zwei Unterabteilungen der Lehre von den Bewegungen hervorgegangen, nämlich: die allgemeine Physiologie der Bewegungen, und die spezielle Physiologie der Bewegungen. Demnach soll auch die folgende vergleichende Darstellung in zwei Abschnitte zerfallen, deren erster die Allgemeine Physiologie der Bewegungen, deren zweiter die Spezielle Physiologie der Bewegungen vom vergleichenden Standpunkt aus behandeln soll.

I. Protoplasmabewegung.

A. Begriff und Verbreitung der Protoplasmabewegung.

Obschon die organische Bewegung sich in die drei oben genannten Formen einteilen läßt, sind diese sicherlich weder, einzeln genommen, vollkommen einheitlich, noch untereinander von Grund aus verschieden. Eine eigentliche vergleichende Physiologie der Protoplasmabewegung würde es also mit einer sehr großen Reihe verschiedener Arten von Protoplasmabewegung zu tun haben. Vorläufig sind indessen die Untersuchungen darauf beschränkt, das Gemeinsame in den verschiedenen Beobachtungen zu einer Theorie der Protoplasmabewegung im ganzen zu verwerten. Die Physiologie der Protoplasmabewegung ist im Zusammenhang dargestellt worden, in älterer Zeit von ENGELMANN (57) in HERMANNS Handbuch, in neuerer Zeit

von Jensen (118) in Asher und Spiros Ergebnissen der Physiologie, und von Weiss (282) in Nagels Handbuch. An diesen Stellen ist die vorhandene Literatur nahezu erschöpfend aufgeführt.

Aus den vielen einzelnen Angaben über die Protoplasmabewegung bei verschiedenen Organismen läßt sich erkennen, daß es sich nicht um einen einheitlichen Vorgang handelt, sondern daß unter der Bezeichnung Protoplasmabewegung eine ganze Reihe zum Teil merklich verschiedener Bewegungsarten zusammengefaßt werden.

Jensen (118) faßt den Begriff nach meiner Auffassung allzu eng, wenn er nur die rhizopodoïde Bewegung als Typus hinstellt, und wiederum zu weit, wenn er Flimmerbewegung und Muskelbewegung als Modifikationen der Protoplasmabewegung anführt. Das Wort Protoplasma schließt freilich den Inhalt der Muskelzellen und Flimmerzellen ein, aber im Sprachgebrauch bedeutet Protoplasmabewegung ausschließlich die allseitige, nicht zu bestimmter Form ausgebildete Bewegung des Zellinhaltes.

Die Protoplasmabewegung gilt schon deswegen als Urform der Bewegung, weil sie bei den einfachsten Lebewesen ausschließlich auftritt. Die unterste Tierklasse der Protozoen, die Rhizopoden, zeigen keine andere Bewegungsform als eben die Protoplasmabewegung. Bei den höher entwickelten Tierarten finden sich neben der Protoplasmabewegung auch die anderen beiden Haupttypen der Bewegung, Flimmerbewegung und Muskelbewegung. Die Protoplasmabewegung erscheint (vgl. Engelmann, 57) auch deswegen als Urform der Bewegung überhaupt, weil sie drei verschiedene Fähigkeiten vereinigt, die zusammen die tierische Bewegung umfassen, die automatische Erregung, die Reizbarkeit und die Kontraktilität. Bei den anderen Bewegungsformen sind diese einzelnen Fähigkeiten schon verschiedenen Teilen des Organismus übertragen.

Bei den mehrzelligen Tierformen dürfte die Fähigkeit des Zellprotoplasmas zu sichtbarer Bewegung bei einem großen Teile der Zellen schwinden, nämlich bei denen, die zum Aufbau der bewegungslosen Gewebe und der Gerüst- und Stützsubstanzen dienen. Bei manchen solchen Zellen besteht sie noch in gewissem Grade fort.

Insbesondere wird eine besondere Art von Protoplasmabewegung angenommen in den Zellen des Darmepithels des Menschen und der höheren Tiere, die sich durch einen „Stäbchensaum“ oder eine von „Porenkanälchen“ durchsetzte Randzone auszeichnen (184) und bei den Zellen der sezernierenden Nierenkanälchen, die den „Bürstensaum“ zeigen (100). Ferner ist von den Pigmentzellen der Haut bei verschiedenen Tieren und von den Pigmentzellen der Chorioïdea des Auges bekannt, daß sie pseudopodienartige Fortsätze ausstrecken und einziehen (130). Endlich hat man an den Endgliedern der Netzhautzapfen Bewegungen wahrgenommen. Aehnliches ist auch von den Ganglienzellen der Hirnrinde behauptet worden (183). Von diesen Zellbewegungen wird ausführlich in anderen Abschnitten dieses Werkes berichtet. Vor allem aber bewahrt auch in den höchstentwickelten Organismen eine Zellenart vollständig die Bewegungsfähigeit der einzelligen Amöbe, nämlich die weißen Blutkörperchen. Ihre Fähigkeit zu eigener Bewegung zeigt sich schon daraus, daß sie im Strome der Blutgefäße in der Froschschwimmhaut, in dem die roten Körperchen, passiv fortgeführt, in dem mittleren rasch fließenden „Achsenfaden“

verbleiben, längs der Gefäßwand hintreiben, hier und da anhalten und sich insbesondere an verletzten Stellen anhäufen.

Ferner zeigen sie unter geeigneten Vorsichtsmaßregeln einzeln längere Zeit beobachtet genau dieselben Bewegungserscheinungen wie *Amoeba pelomyxa* (Deetjen, 55). Im lebenden Gewebe, unter dem Mikroskop beobachtet, kann man feststellen, daß sie sogar die Wände der Kapillaren durchkriechen, um ins Gewebe auszuwandern (Diapedese) (214).

Endlich hat man auch gefunden, daß sie geeignete Fremdkörper aufzunehmen und in ihrer Leibessubstanz aufzulösen imstande sind (Phagocytose), wozu ebenfalls Eigenbewegung des Protoplasmas gehört (165).

B. Formen der Protoplasmabewegung.

1. Einteilung.

Unter den Begriff der Protoplasmabewegung fallen eine ganze Reihe verschiedener Bewegungsformen, die nur in einem Punkte Gemeinschaft zeigen, nämlich darin, daß es sich um Bewegungen einer anscheinend gleichartig gebauten Masse handelt, an der also zwischen dem Bau der bewegten Teile und der Bewegungsform kein Zusammenhang zu erkennen ist. Die Bewegung kann die Form annehmen, daß bloß im Innern der Masse Strömungen auftreten oder daß sich auch die äußere Gestalt der bewegten Masse verändert. Pütter (206) unterscheidet folgende Arten Protoplasmabewegung:

1) Eigentliche Plasmabewegung:
   a) amöboide,
   b) strömende.
2) Systolettenbewegung = rhythmische Bewegung der pulsierenden Vakuolen.
3) Flimmerbewegung.
4) Myoïde Bewegung.

Da in den drei letzten Arten Plasmabewegung das Grundmerkmal der eigentlichen Plasmabewegung fehlt, daß nämlich die Beweglichkeit nicht besonderen Bestandteilen, sondern der ganzen Masse zukommt, sei hier unter Protoplasmabewegung nur die erste Art Pütters verstanden. Diese zerfällt in mehrere Formen.

a) Rotationsbewegung.

An Pflanzenzellen, die eine feste Wand haben, findet man mehrfach eine regelmäßig in sich selbst zurücklaufende Strömung des festweichen Zellinhaltes, die als Rotationsbewegung bezeichnet wird. Diese Bewegungsform wird vorzugsweise an den großen parallelepipedischen Zellen von *Vallisneria* demonstriert, in denen sie sich durch die Bewegung der Chlorophyllkörner deutlich wahrnehmen läßt. Die Protoplasmamasse, und mit ihr die Chlorophyllkörner, ist in einer ununterbrochenen, in sich selbst zurückkehrenden Strömung längs der Zellwand begriffen. Die Ursache dieser Bewegung ist unbekannt.

Nur der Form nach unterscheidet sich von der Rotation die Zirkulation des Protoplasmas in Pflanzenzellen, die in den Staubfäden der *Tradescantia virginica* besonders leicht zu sehen ist. Hier ist die Protoplasmamasse in Strängen angeordnet, die von dem mittelständigen Zellkern aus nach den Wänden ziehen und so innerhalb der Zelle

eine Anzahl einzelner Vakuolenräume bilden. Indem das Protoplasma längs der Stränge und der Zellwand strömt, macht es in jedem einzelnen Raume eine zirkulierende Bewegung. Bei Abschnürung eines Teiles der großen Zellen von *Chara* fand Velten (270), daß die Rotation in den so entstandenen Teilräumen weiterging.

Nach O. Müller (174) finden sich in der Schale mancher Bacillariaceen und Diatomeen Oeffnungen, durch die das Protoplasma auch auf die Außenwand der Zelle übertritt und hier ebenfalls eine rotierende oder zirkulierende Strömung aus einer Oeffnung heraus in die andere hinein ausführt. Dadurch ist also die Zelle außen von einer strömenden Protoplasmaschicht bedeckt, deren Bewegung eine Ortsbewegung der ganzen Zelle, die sogenannte Gleitbewegung, hervorbringen kann. Eine besondere Form der Ortsbewegung, die manche Forscher angenommen haben, die Bewegung durch Sekretion, ist auf diese Art der Bewegung zurückzuführen, (33) und stellt also nur eine Abart der Protoplasmabewegung dar.

Nach Bütschli (26) stammt der Ausdruck Gleit- oder Glitschbewegung von Nägeli (180), der damit das Gleiten der Körner bei der Rotationsbewegung beschreiben wollte. Später ist er auf andere Bewegungsarten übertragen worden.

Bei tierischen Zellen kommt eine solche regelmäßig kreisende Bewegung kaum vor. Schaudinn (235) gibt an, bei *Calcituba* Rotationsbewegung gefunden zu haben. Bütschli (26) sagt dasselbe von *Trepomonas.*

b) Amöboide Bewegung.

Unregelmäßige Strömungen der körnigen, fest-weichen Leibessubstanz findet man bei vielen Protozoen, vor allen bei den Amöben, insbesondere bei *Pelomyxa.* Meist sind diese Strömungen mit Aenderungen der äußeren Form verbunden, und stellen dann die amöboide oder rhizopodoide Bewegungsform dar. Diese besteht darin, daß aus der Oberfläche der Protoplasmamasse an beliebigen Stellen Auswüchse hervortreten, die sich zu langen Armen ausstrecken, sich verzweigen, auch miteinander verschmelzen können und schließlich wieder in die Hauptmasse zurückgezogen werden können. Man nennt diesen Vorgang „Pseudopodienbildung“.

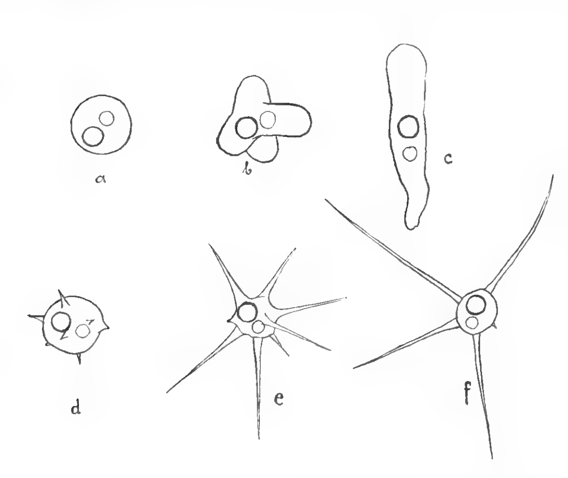


Fig. 1. Formen von Amöben nach Verworn. a bei starker Reizung oder bei Ruhe. b *Amoeba proteus* in Bewegung. c *Amoeba limax.* d Dieselbe Amöbe nimmt bei Zusatz von Kalilauge die Form der *Amoeba radiosa* an. e, f *Amoeba radiosa.*

Jensen (118) leitet in seiner Darstellung der Protoplasmabewegung, die mit Pseudopodienbildung einhergehende Protoplasmabewegung von zwei verschiedenen Kräften her, die er als sphärogene und zylindrogene

bezeichnet. Die erste ist bei der Zurückziehung, die zweite beim Ausstrecken der Pseudopodien wirksam. Zur Beschreibung der Vorgänge ist diese Unterscheidung ohne Zweifel nützlich, doch scheint mir, daß die Wahl der beiden Wörter zugleich eine bestimmte Deutung der Bewegungsursache einschließt, die nicht ohne weiteres angenommen werden sollte. Dementsprechend teilt auch JENSEN (118) die Pseudopodienbildung in zwei Bewegungsarten ein, das Ausstrecken und Einziehen der Pseudopodien. Dies läßt sich auf die Beobachtung VERWORNS (274) gründen, nach der beim Zurückziehen das Protoplasma der Pseudopodien stets „varikös" wird. Es scheint aber gewagt, hieraus den Schluß ziehen zu wollen, daß es sich um einen Vorgang besonderer Art handelt, denn wenn das Einschrumpfen der Pseudopodien auf einem bloßen Zurückfließen der inneren Protoplasmamasse beruhte, so könnte auch durch Fältelung oder Stauung der Außenschichten Varikosität entstehen.

Die Pseudopodien können sehr verschiedene Gestalt und Länge haben. Bei manchen Arten, wie bei *Amoeba lucida*, erreichen sie nur etwa das Dreifache ihrer Dicke an der Basis an Länge, bei anderen Arten, wie *Difflugia*, mehr als das Zehnfache. Sie können ferner außer dem bloßen Hervorwachsen und Einschrumpfen auch ohne Längenänderung Krümmungen aller Art ausführen, und sie haben die Fähigkeit, von der weiter unten die Rede sein soll, an Gegenständen der Umgebung zu haften oder miteinander zu verschmelzen. Durch die letzte Eigenschaft sind sie auch imstande, kleine Körper durch „Umfließen" ins Innere des Amöbenleibes aufzunehmen (282).

Bei manchen Arten bildet die Form der Pseudopodien dadurch, daß sie sich verästeln und zu ganz dünnen Fäden verlaufen, einen Uebergang zu den Protoplasmastrahlen, die den Heliozoen und Radiolarien ihre Namen gegeben haben.

c) Fädchenströmung.

Vornehmlich bei den Heliozoen und Radiolarien nehmen die Pseudopodien die Form ganz feiner schnurgerader Fäden an, die wie ein Strahlenbüschel oder eine Strahlenhülle von der Schalenöffnung oder von der ganzen Oberfläche des Tieres ausgehen. Sie können ebenso wie die Pseudopodien der Amöben eingezogen werden, können auch gebogen und miteinander verschmolzen werden, bleiben aber gewöhnlich gerade ausgestreckt, während man feine Körnchen an ihnen entlang bis zur Spitze und wieder zurückwandern sieht. Die Bewegung der Körnchen deutet ein der Rotations-

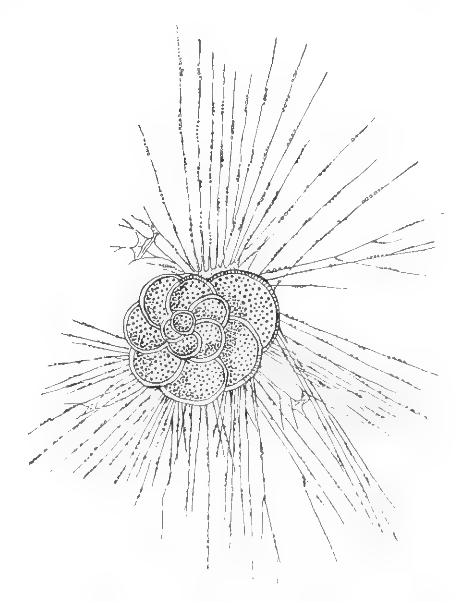


Fig. 2. Fädchenströmung. *Rotalia veneta*, nach M. SCHULTZE.

bewegung in Pflanzen ähnliches Hin- und Zurückströmen der zähflüssigen Substanz des Pseudopodiums an (Fig. 2).

Diese Art der Protoplasmabewegung wird von Engelmann (57), Jensen (118) und anderen jedenfalls mit Recht als „Fädchenströmung" von der gewöhnlichen Art der Pseudopodienbildung unterschieden.

Es läßt sich zwar kein eigentlicher Unterschied bezeichnen, aber die Form der ganz dünnen langen Fäden und die an ihnen bemerkbare geradlinige Bewegung der Körnchen ist doch offenbar ein Vorgang besonderer Art.

2. Haftvermögen.

Bezeichnend für manche Formen der Protoplasmabewegung und namentlich für ihre Verwendung zur Ortsbewegung des ganzen Organismus ist ein Umstand, den auch Jensen (118) besonders hervorhebt, nämlich die Fähigkeit des Protoplasmas, an beliebigen Stellen zu haften. Eine Amöbe unter dem Mikroskop heftet ihre ganze Leibesmasse oder nach Belieben auch ein einzelnes Pseudopodium mit der Spitze an die Oberfläche des Objektträgers fest und läßt anscheinend nach Belieben wieder los.

Nach Le Dantec (141) gibt Hofer (111) an, daß des Kernes beraubte oder durch Teilung kernlos gewordene Protoplasmamassen dies Vermögen der Anheftung verloren haben.

Die mechanische Erklärung, die Hofer gibt, daß nämlich die Spitzen der Pseudopodien ein klebriges Sekret absondern sollen, wird von Le Dantec (141) überzeugend widerlegt, indem er angibt, daß sich keine Spur einer Klebrigkeit zeige, sondern daß die Pseudopodien erst dann haften, wenn sie sich mit einer breiten Fläche an den Unterstützungspunkt angelagert haben. Le Dantec sieht daher den Ursprung der Haftkraft in molekularer Anziehung, in Adhäsion. Hiermit stimmt überein, daß *Dactylosphaerium*, sobald der Kern entfernt worden ist, das Haftvermögen einbüßt, weil auch die Ausbreitungsfähigkeit aufgehoben ist, während *Gromia* auch ohne Kern haftet, weil die Leibesmasse hier weniger zähflüssig ist (141).

3. Rhythmische Bewegungen.

Die Eigentümlichkeit des Protoplasmas, unter Umständen regelmäßige rhythmische Tätigkeit zu zeigen, sei hier nur erwähnt, da sie mehr in das Gebiet der Lehre von der Erregbarkeit, also der nervösen Organe, als in das der Lehre von den Bewegungen gehört.

C. Einwirkung äusserer Bedingungen.

Aufgabe der Allgemeinen Physiologie der Bewegung ist es, das Wesen der Vorgänge aufzuklären, durch die die Bewegung hervorgebracht wird. Gegenüber der Protoplasmabeweguug stößt man auf die große Schwierigkeit, daß sich diese Bewegungserscheinungen an mikroskopisch kleinen Gebilden vollziehen, so daß es fast unmöglich ist, Einzelheiten messend und experimentierend zu verfolgen. Abgesehen von der bloßen Beobachtung der lebenden Organismen durch das Mikroskop beschränkt sich daher die Versuchstechnik darauf, die Einwirkung verschiedener chemischer oder physikalischer Bedingungen,

die man am mikroskopischen Objekt anbringen kann, in ihren groben Zügen aufzufassen.

Zunächst kann ohne weitere Hilfsmittel außer Mikrometer und Uhr die Geschwindigkeit gemessen werden. Verschiedene Beobachter geben für die Geschwindigkeit, mit der sich die Pseudopodien der Amöben bei Zimmertemperatur bewegen, 2—40 Mikra pro sec. an; vgl. Tabelle bei Weiss (282).

Weiter haben sich einige Forscher bemüht, über die Kraft der Bewegung Angaben zu machen. Wenn sich ein Protozoon an seinen Pseudopodien im Wasser aufwärts zieht, so kann man aus der Schätzung des spezifischen Gewichtes und der Größe der Leibesmasse eine Schätzung der entwickelten Zugkraft ableiten, die dann, nach einer Schätzung des Querschnittes der tätigen Pseudopodien auf die Querschnittseinheit berechnet, ein Maß der absoluten Kontraktionskraft gibt. Jensen (119) kommt auf diese Weise zu dem Schluß, daß 1 qmm 17 g heben könne, während Pfeffer (195, 196) annimmt, daß 1 g schon zu viel sei. Die Unsicherheit der Schätzungen erklärt die mangelhafte Uebereinstimmung dieser Angaben.

1. Temperaturreize.

Unter den Bedingungen, die auf die Bewegung Einfluß haben, ist zunächst die Temperatur zu nennen.

Wie fast alle physiologischen Funktionen nimmt auch die Beweglichkeit des Protoplasmas mit steigender Temperatur bis zu einer gewissen Grenze zu. Bei weiter steigender Temperatur nimmt die Beweglichkeit ab, bis schließlich unter Schrumpfung und Trübung das Protoplasma abstirbt.

Auch längere Einwirkung derjenigen Temperatur, bei der der Höhepunkt der Beweglichkeit erreicht wurde, bringt die Bewegungen bald zum Stocken.

Auffälligerweise sind die angegebenen Temperaturgrenzen für verschiedene Arten Zellen nicht die gleichen, sondern erheblich verschieden. Engelmann (57) hat darüber eine Zusammenstellung von Angaben verschiedener Untersucher gemacht, nach der die Beweglichkeit von *Didymium serpula* bei 30°, die der Staubfadenzellen von *Tradescantia* erst bei 46° ihr Optimum erreichen.

Andere Beobachtungen (282, 85) lehren indessen, daß sich die einzelligen Lebewesen leicht an auffällig hohe Temperaturen gewöhnen können, so daß auf die angegebenen Unterschiede nicht viel Gewicht zu legen ist.

Aus Messungen an demselben Objekt bei verschiedenen Temperaturen geht hervor, daß die Geschwindigkeit der Bewegung bei zunehmender Erwärmung von Zimmertemperatur bis auf das Optimum auf das Drei- bis Vierfache steigen kann (57).

2. Mechanische Reizung.

Auf mechanische Reizung durch Berühren oder Quetschen unter dem Deckglase erfolgt in der Regel eine allgemeine Kontraktion der ganzen Protoplasmamasse.

3. Lichtreiz.

Das Licht bildet ebenfalls einen Reiz, auf den sich z. B. *Amoeba pelomyxa* zusammenzieht (58). *Aethalium* soll sich vor der

Einwirkung von Licht zurückziehen, während es im Dunkeln lange Fortsätze ausstreckt, ein Verhalten, das mit dem der Pigmentzellen der Haut und der Chorioïdea der höher entwickelten Tiere übereinstimmt (130).

4. Elektrische Reizung.

Die Protoplasmabewegung ist ferner durch elektrische Ströme zu beeinflussen. Hierüber liegen zahlreiche Beobachtungen vor, deren Deutung aber noch als unsicher bezeichnet werden muß.

Es ist zu unterscheiden zwischen elektrischer Reizung mit Induktionsschlägen, mit Induktionsströmen und mit konstanten Strömen.

Kühne (135) und Engelmann (57) geben an, daß ruhende Amöben durch einen Einzelschlag zur Bewegung angeregt werden können.

Bei der Einwirkung von Induktionsströmen hört, nach den Angaben von Engelmann (57), Verworn (275), Schenck (236), bei den Amöben die Körnchenströmung auf, Pseudopodien werden nicht mehr ausgestreckt, und die Amöbe nimmt bei länger dauernder oder stärkerer Durchströmung Kugelform an.

Bei dieser Wirkung der elektrischen Reizung bemerkt man ein kurzes Latenzstadium, ehe der Erfolg bemerkbar wird. Die Latenzzeit ist um so kürzer, je stärker der Reiz.

Nach sehr starken Reizungen hat man beobachtet, daß aus dem Protoplasmakörper, der infolge der Reizung Kugelform angenommen hatte, nach einiger Zeit klare Tröpfchen austreten, die auch wieder eingezogen werden können. Dies dürfte als ein pathologischer Vorgang aufzufassen sein.

An Rhizopoden mit Fädchenströmung (*Actinophrys*) haben Max Schultze (242) und Kühne (135) gefunden, daß die Induktionsströme zuerst diejenigen Fädchen beeinflussen, die in der Stromrichtung liegen. Es bilden sich knotenförmige Schwellungen, und die Fädchen werden eingezogen. Bei stärkeren Strömen werden auch die anderen Fädchen in derselben Weise beeinflußt, bei noch stärkeren zerfallen die Fädchen und auch die Leibessubstanz.

Vom vergleichenden Standpunkt ist bemerkenswert, daß dasselbe Verhalten an den Tentakeln einer Qualle, *Polyorchis penicillata*, bei galvanischer Durchströmung beobachtet worden ist (4).

Ueber die bei der Einwirkung konstanter Ströme auftretenden Erscheinungen liegen mehr Beobachtungen vor, die aber verschieden gedeutet werden. An Amöben und Rhizopoden beobachtete Verworn (275), daß zuerst an der Seite, die der Anode zugekehrt ist, die Pseudopodien eingezogen werden, oder die Fädchen knotig werden und eingezogen werden. Er deutete dies als eine Kontraktion des Protoplasmas und kam daher zu dem Ergebnis, daß sich das Protoplasma der niederen Organismen entgegengesetzt verhalte, wie das der Muskeln der höheren Tiere. Denn für den Muskel gilt das Pflügersche Gesetz der polaren Erregung, das besagt, daß bei Schließung eines konstanten Stromes die Erregung von der Kathode ihren Ursprung nimmt.

Dieser Auffassung trat Schenck (236) entgegen, indem er hervorhob, daß die Amöben auch im Zustande der Ruhe Kugelform annehmen, und daß also kein einleuchtender Grund vorhanden sei, das Einziehen der Pseudopodien als ein Zeichen von Erregung anzusehen. Schenck

weist ferner darauf hin, daß die von VERWORN aufgestellte Regel durchaus nicht immer zutreffe, indem das Verhalten der Amöben gegenüber dem Strom wesentlich von der Temperatur beeinflußt werde. Es ist indessen nicht anzunehmen, daß VERWORN bei seinen Untersuchungen durch diesen Umstand gestört worden ist, um so mehr, da selbstverständlich bei vergleichenden Untersuchungen möglichst gleichförmige Bedingungen eingehalten werden.

Einige Arbeiten VERWORNS (275) enthalten eine Vergleichung verschiedener Protozoenarten in bezug auf ihr Verhalten gegen den elektrischen Strom. Indem VERWORN, wie oben angegeben, das Einziehen der Pseudopodien als Zeichen des Erregungszustandes betrachtet, kommt er zu dem Ergebnis, daß bei den meisten Arten die Erregung beim Schließen des konstanten Stromes an der Seite der Anode auftritt, bei einigen an beiden Polen, und nur bei einer an der Kathode. Die Arten, bei denen Erregung an der Anode stattfindet, sind *Actinophrys*, *Polystomella*, *Amoeba*, *Aethalium*, *Pelomyxa*, *Rhizoplasma*. An beiden Polen erregbar erwiesen sich *Actinosphaerium*, *Orbitolithes*, *Amphistegina*, *Peneroplis*. An der Kathode soll die Erregung nur bei *Hyalopus* auftreten.

W. A. NAGEL (177), der die Versuche mit galvanischer Reizung nicht an Protisten allein, sondern auch an Mollusken, Würmern und Crustaceen ausgeführt hat, kommt zu dem Schluß, daß die Versuche untereinander nicht wohl zu vergleichen seien, weil z. B. bei den höher entwickelten Tieren die Reizung des Nervensystems, und nur bei niederen die Reizung der protoplasmatischen Substanz an sich maßgebend sei. Auch innerhalb dieses Falles seien so komplizierte Verhältnisse zu berücksichtigen, daß die Beantwortung der Frage, warum bei manchen Tieren die Anode, bei anderen die Kathode anziehend wirke, aussichtslos erscheine.

Jedenfalls bestehen bemerkenswerte Unterschiede im Verhalten des Protoplasmas verschiedener Arten. Deutet man die Versuche so, wie es KÜHNE (135) und VERWORN (275) getan haben, so beweisen sie, daß nicht nur für Protoplasma und Muskeln das „Gesetz der polaren Erregung“ ein verschiedenes ist, sondern auch für die verschiedenen Arten von Protoplasma.

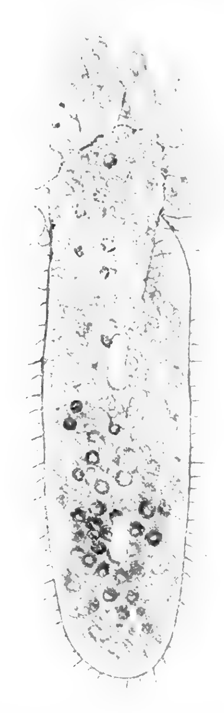


Fig. 3. Einschmelzen des hinteren Endes von *Paramaecium* unter der Einwirkung von Natronlauge, nach LOEB und BUDGETT.

Diese Deutung ist indessen schon durch die Einwände SCHENCKS erschüttert. Weitere Untersuchungen an **Infusorien** setzen den Sinn der Beobachtungen noch mehr in Zweifel. LOEB und einige seiner Schüler (149, 150) erklären nämlich die Wirkung der elektrischen Reizung überhaupt als eine chemische Wirkung der an der Grenzfläche des Organismus angehäuften Ionen.

Paramaecium unter der Einwirkung 0,1-proz. Salzsäure stirbt ab, indem die Eiweißstoffe, die den Körperinhalt bilden, gerinnen. Setzt

man 0,1-proz. Natronlauge zu, so bildet sich zuerst am hinteren Ende des Körpers ein Zipfel, und der übrige Körper nähert sich der Kugelform. Dann treten im Innern Blasen auf, das Tier platzt, und seine Körpermasse zerfließt.

Bei *Oxytricha* zerschmilzt in alkalischer Lösung zuerst das Vorderende.

Bei der Einwirkung des galvanischen Stromes beobachtet man an Paramäcien, die im Gesichtsfelde festliegen, an der der Anode zugekehrten Körperseite ganz dieselben Vorgänge wie bei der Einwirkung von Natronlauge. Ein Unterschied besteht nur insofern, als in der Lauge stets das aborale Ende des Körpers zuerst angegriffen wird, während bei der galvanischen Durchströmung die Veränderung stets an der Stelle auftritt, die gerade der Anode zugewendet ist.

Aus diesen Beobachtungen leitet J. Loeb ab, „daß die Wirkungen des Stromes auf reizbare Gebilde nur indirekte sind, daß der Strom in diesen Fällen in erster Linie vielmehr Elektrolyse herbeiführt und daß das, was wir als die Wirkungen des Stromes bezeichnen, nur die chemischen molekularen Wirkungen (oder Giftwirkungen) der zur Ausscheidung gelangenden Ionen und deren weiterer Verbindungen sind". An der Grenzfläche zwischen der äußeren Flüssigkeit und dem Protoplasma, als an einer Stelle, wo der Strom von einem Elektrolyten in einen anderen ungleichartigen übergeht, muß eine Ausscheidung von Ionen stattfinden, und zwar werden in der äußeren Flüssigkeit die elektropositiven Ionen, z. B. Na, an der der Anodenseite zugekehrten Fläche, die elektronegativen, z. B. Cl, an der der Kathode zugekehrten Seite ausgeschieden werden. Die Alkaliwirkung der basischen Ionen hat vorwiegend sichtbare Wirkung zur Folge, und daher scheint es, als ob bei Protozoen die Erregung von der Anode ausginge.

Bei *Opalina* hat Verworn auch eine Zerstörung an der der Kathode zugewendeten Seite beobachtet, die aber nicht zur Einschmelzung führt. Loeb bezieht diese auf Anhäufung elektropositiver Zonen, die eine Säurewirkung hervorrufe.

Gleichviel ob man der Auffassung Loebs, daß die Wirkung des konstanten Stromes mit der Wirkung freien Alkalis oder freier Säure identisch sei, folgen will oder nicht, der oben erwähnte Unterschied zwischen *Paramaecium* und *Oxytricha* gegenüber der Einwirkung von Natronlauge beweist, daß auch die Unterschiede der verschiedenen Protozoenarten gegenüber dem konstanten Strom nicht mit Notwendigkeit auf verschiedene Erregbarkeit zurückgeführt werden müssen, sondern auf beliebigen morphologischen Verschiedenheiten beruhen können. Offenbar schmilzt unter der Einwirkung von Natronlauge bei *Paramaecium* zuerst das aborale, bei *Oxytricha* zuerst das orale Ende, weil dies die gegen Lauge empfindlichsten Stellen sind. Ebenso kann das verschiedene Verhalten der oben aufgezählten Arten gegen den konstanten Strom auf verschiedenen Körperbau zurückgeführt werden. Ein Schluß auf ein besonderes Gesetz der polaren Erregbarkeit für eine einzelne Protozoenart ist also aus den gegebenen Beobachtungen nicht abzuleiten.

Vollends wenn man J. Loebs Deutung annimmt und die Wirkung des Stromes als eine Wirkung der Ionen des äußeren Mediums ansieht, kann die Analogie zwischen dieser Wirkung und der erregenden Wirkung des elektrischen Stromes auf Muskeln nicht mehr festgehalten werden, und das Pflügersche Gesetz der polaren Erregung

des Muskels bleibt von den Ergebnissen der Untersuchung an freischwimmenden Protozoen überhaupt unberührt.

Dieser Auffassung schließt sich, wie es scheint, auch PÜTTER (206) an.

5. Chemische Reizung.

Auf die zahlreichen Untersuchungen mit chemischen Reizen näher einzugehen, ist hier nicht der Ort, da sie großenteils ins Gebiet der experimentellen Pharmakologie gehören, indem sie die Wirkungsweise bestimmter Gifte auf das Protoplasma betreffen. Dagegen muß der Grundgedanke der sogenannten Chemotaxis hervorgehoben werden, weil er zu der Bewegung der Protozoen in Beziehung gebracht worden ist. Die Chemotaxis besteht darin, daß ein Organismus auf chemische Einwirkung von einer Seite her mit Bewegungen reagiert. Man hat gefunden, daß bestimmte Stoffe eine Anziehung, andere eine Abstoßung auf Protozoen verschiedener Art ausüben.

Diese Erscheinung ist, wie oben bemerkt, von LOEB (149, 150) zur Erklärung der elektrischen Reizung herangezogen worden. ROBERTSON (220) hat sich dieser Hypothese angeschlossen und führt eine Reihe von Versuchen an, die sie bestätigen sollen.

Mit negativen Ionen imbibierte Organismen sollen sich bei Säurezufluß nach der Säure, bei elektrischer Durchströmung in die Nähe der Anode begeben.

Mögen nun aber diese Versuche ebenfalls den Vorgang bei elektrischer Reizung von Protozoen aufklären, so dürfte damit doch das Wesen der natürlichen Protoplasmabewegung nicht zugleich verständlich gemacht sein. Denn nach ROBERTSONS eigener Beschreibung erhält man nicht den Eindruck, als habe die elektrische Einwirkung die unmittelbare ausschließliche Ursache der Bewegung ausgemacht. In diesem Falle sollte man erwarten, daß vom Augenblick des Stromschlusses an alle die Versuchsorganismen mit nahezu gleicher Kraft nach der Anode hingezogen werden würden. Dagegen ergibt der Versuch nur, daß nach einer halben Stunde die Organismen sich in der einen oder anderen Hälfte des Gesichtsfeldes gesammelt haben.

Mit Recht bezeichnet daher B. DANILEWSKY (53) die Bewegungserscheinungen, die man an unbelebtem Stoff unter der Einwirkung chemischer oder elektrischer Einflüsse wahrnimmt, und die eine überraschende Aehnlichkeit mit den Reizerscheinungen bei Organismen darbieten, als „Pseudoirritabilität". DANILEWSKY weist auch auf eine Beobachtung hin, die mit ROBERTSONS Anschauungen in Widerspruch steht, daß nämlich Paramäcien in schwacher Lösung von Kochsalz oder Natriumkarbonat nach der Kathode, in stärkerer nach der Anode wandern. Hier wäre auch an SCHENKS Angabe zu erinnern, daß die galvanotropische Reaktion auch von der Temperatur abhängig ist (236).

6. Gegenseitiges Verhalten verschiedener Individuen.

Unter den verschiedenen äußeren Bedingungen, unter denen man das Protoplasma beobachtet hat, ist eine besonders wichtig, weil sie zeigt, daß viel feinere Eigentümlichkeiten das Verhalten der niederen Organismen bestimmen, als die, die in den gewöhnlich angewendeten Versuchsbedingungen verwirklicht sind.

Beobachtungen von MAX SCHULTZE (242), die von anderen wieder-

holt bestätigt worden sind, beweisen, daß, obwohl die Pseudopodien eines und desselben Rhizopoden-Individuums jederzeit miteinander verschmelzen und ineinander übergehen können, eine solche Verschmelzung zwischen den Armen verschiedener Individuen nicht eintritt.

Diese Tatsache genügt zum Beweise, daß das Protoplasma nicht als eine einfache gleichartige Masse angesehen werden darf, die von allgemeinen physikalisch-chemischen Kräften in Bewegung gesetzt wird.

D. Theorie der Protoplasmabewegung.

Vom Standpunkt der vergleichenden Bewegungsmechanik müssen die Forschungen über die eigentliche Ursache der Protoplasmabewegung nach der Richtung erörtert werden, ob für die verschiedenen Arten Protoplasma und seine verschiedenen Bewegungsformen verschiedene Erklärungen zu geben sind.

Die zahlreichen Hypothesen, die über den Ursprung der bewegenden Kräfte gemacht worden sind, zerfallen in zwei Hauptgruppen, die als „Kontraktilitätshypothesen“ und „Flüssigkeitshypothesen“ unterschieden werden können.

Die älteren Forscher (28, 242) setzten ein Gerüstwerk aus kontraktilen Fibrillen im Protoplasma voraus, das diesem von vornherein die Eigenschaft allseitiger Kontraktilität verleihen sollte. Diese Hypothese hat auch in neuester Zeit Anhänger, unter denen Flemming (73) zu nennen ist. Auch Engelmanns Hypothese, die die Bewegung auf die Umformung vorgebildeter relativ fester Teilchen, „Inotagmen“, zurückführt, gehört dieser Gruppe an. O. Lehmann (143) hat dieser Anschauung durch seine Beobachtungen über die Gestaltveränderung der „flüssigen Kristalle“ eine neue Unterlage gegeben.

Im Gegensatz zu diesen Vorstellungen stellte Berthold (8) die Ansicht auf, daß die Bewegung des Protoplasmas als einer homogenen Flüssigkeit im wesentlichen von den Bedingungen abhängen müsse, die für die Gestaltung von Flüssigkeiten überhaupt gelten, also von der Oberflächenspannung. Quincke (208) verfolgte denselben Grundgedanken nach der Richtung, daß er die Protoplasmabewegung mit den Ausbreitungserscheinungen der Flüssigkeiten verglich. Die Oberflächenspannung an der Berührungsfläche zwischen zwei Flüssigkeiten, und namentlich der Randwinkel eines Tropfens Flüssigkeit, der sich in einer anderen Flüssigkeit, mit der er sich nicht mischt, befindet, ändert sich in vielen Fällen sehr stark, wenn eine der beiden Flüssigkeiten ihre Eigenschaften nur sehr wenig ändert. Dadurch wird der anfänglich bestehende Gleichgewichtszustand gestört, und es können sehr heftige Bewegungen auftreten, die mit denen von Protozoen große Aehnlichkeit haben. Verworn (272, 273), Jensen (118), Loeb (149, 150) schließen sich der Auffassung Bertholds insofern an, daß sie in Aenderungen der Oberflächenspannung die Triebkraft für die Bewegungen sehen. Verworn (272, 273) und Jensen (118) nehmen an, daß Stoffwechselvorgänge auf die Oberflächenspannung einwirken. Ferner wird von Verworn (272, 273) und anderen (149, 150, 220) die Möglichkeit in Betracht gezogen, daß die Oberflächenspannung durch elektrische Ladung beeinflußt werde.

Pfeffer (195), der die verschiedenen Anschauungen in seinem Lehrbuch kritisch zusammenstellt, hebt hervor, daß die lähmende

Wirkung von Chloroform, Ammoniak und anderen Giften in diesen Theorien unerklärt bleibe. Er führt de Bary (5), Max Schultze (242), Nägeli und Schwendener (179) an, die ebenfalls nicht finden, daß die Bewegungserscheinungen auf Oberflächenspannungsvorgänge hindeuten. Hofmeister (112) schreibt dem Protoplasma rhythmisch fortschreitende Wasseransaugung zu, um die Rotationsbewegung zu erklären. Einen höheren Standpunkt nehmen Bütschli (32, 33) und Rhumbler (211, 212) ein. Bütschli faßt das Protoplasma nicht als homogene Substanz auf, sondern erkennt darin eine Wabenstruktur, die aber nicht als organisierte Struktur aufzufassen ist, sondern eine allgemeine Erscheinungsform gewisser Substanzgemenge darstellt. Es leuchtet ein, daß die Oberflächenspannung auf ein Gewebe mit Wabenstruktur ganz anders wirken muß, als auf eine homogene Flüssigkeit, und daher gewährt die Hypothese Bütschlis die Möglichkeit, auch solche Bewegungen des lebenden Protoplasmas zu erklären, die nach der bloßen Oberflächenspannungshypothese unverständlich bleiben. Insbesondere unterscheidet die Wabenhypothese zwischen zwei Hauptbestandteilen, die die Wabenwände und den Wabeninhalt, das Enchylema, bilden. Durch chemische Aenderungen des Enchylema wird die Form der Waben geändert, eine noch stärkere Wirkung muß entstehen, wenn einzelne Waben zerreißen und ihren Inhalt etwa an die Oberfläche der Protoplasmamasse ergießen.

Rhumbler (211) schließt sich den Anschauungen von Bütschli an, stellt aber die Beziehungen des Endoplasmas, des Enchylema Bütschlis, zum Ektoplasma, das ein dichterer Stoff sein soll, in den Vordergrund. Dadurch erklären sich diejenigen Erscheinungen, die auf das Vorhandensein einer Oberflächenschicht an lebenden Protoplasmamassen hinweisen. Die beiden Substanzen sind nicht wirklich verschieden, sondern sie stellen nur verschiedene Zustände einer und derselben Masse dar. Indem durch molekulare Vorgänge Endoplasma in Ektoplasma übergeht, oder umgekehrt, ändern sich die Druck- und Spannungsverhältnisse, so daß hierin eine wesentliche Bedingung für die Mannigfaltigkeit der Bewegungsformen liegt.

Der Vorzug dieser Hypothesen vor denen, die allein mit der mechanischen Wirkung der Oberflächenspannung rechnen, liegt auf der Hand, denn man darf sagen, daß die Mannigfaltigkeit der Bewegungen und deren anscheinende Zweckmäßigkeit in vielen Fällen mit einer solchen Erklärungsweise unvereinbar ist. Die Hypothesen von Bütschli und Rhumbler stellen dagegen das Protoplasma als einen Mechanismus dar, der in jedem einzelnen Punkte beliebiger Bewegungen fähig ist, und deuten auch die Möglichkeit des Ueberganges von der Protoplasmabewegung zur Flimmerbewegung und zur Muskelbewegung an. In dieser Beziehung besteht eine Aehnlichkeit zwischen Engelmanns Inotagmen-Hypothese und den Anschauungen von Bütschli und Rhumbler. Die Einwendungen, die Bütschli gegen Engelmanns Hypothese macht, die doch im Grunde genommen nur eine Beschreibung der Tatsachen ist, scheinen mir denn auch nicht hinlänglich begründet.

Eine vollkommene Einheitlichkeit der Bewegungsursache bei allen Formen der Protoplasmabewegung scheint keiner der genannten Forscher angenommen zu haben. Bütschli nimmt sogar ausdrücklich verschiedene Kräfte für die verschiedenen Formen in Anspruch. So dürfte nichts im Wege stehen, die Rotationsbewegung nach

Bütschli (8) und Quincke (208) als „Ausbreitungsphänomen" aufzufassen, während die amöboïde Bewegung nach Rhumbler auf Wabenstruktur, Schichtenbildung und Oberflächenspannungen zurückzuführen wäre.

Der Fädchenströmung, die sich durch diese Hypothesen nicht befriedigend erklären läßt, dürfte noch eine besondere Bedingung zugrunde liegen, nämlich ein besonderes Strukturelement, der Gerüstfaden oder Achsenstrahl.

Dies ist nach Verworn für *Actinosphaerium*, nach Rhumbler für *Orbitolithes* nachgewiesen. Engelmann hatte den Achsenstrahl als Beweis für das Vorhandensein seiner Inotagmen angesehen, weil er doppeltbrechend ist. Doch weist Verworn dies mit Recht zurück, weil der Achsenstrahl nicht kontraktil sei (272).

E. Protoplasmabewegung bei Pflanzen.

Eine besondere Form nimmt ferner die Protoplasmabewegung bei denjenigen Pflanzen an, die Bewegungserscheinungen zeigen. In allen Pflanzen findet natürlich Saftbewegung statt, die auf die Kräfte der Zellen zurückzuführen ist, also im Grunde genommen auch eine Art Protoplasmabewegung darstellt. Von dieser Bewegung soll indessen hier nicht die Rede sein, da sie vielmehr ins Gebiet der Kreislaufserscheinungen zu rechnen ist (s. daselbst). Auch diejenigen Bewegungen der Pflanzen, die durch das Wachstum hervorgebracht werden oder mit ihm Hand in Hand gehen, gehören nicht hierher. Wenn z. B. ein sprossender Trieb sich im Wachsen schraubenförmig gestaltet oder wenn eine Wurzelspitze benachbarte Feuchtigkeit aufsucht, indem sie in der betreffenden Richtung wächst, so sind das keine eigentlichen Bewegungen. Es ist nun schwer, zwischen diesen „Bewegungen" und solchen Bewegungen zu unterscheiden, die sich auch an nicht wachsenden Pflanzen vollziehen. Wenn z. B. eine Sonnenwende sich dem Laufe der Sonne nach dreht, oder wenn eine Blüte sich bei Tage öffnet und nachts wieder schließt, so unterscheidet sich der Vorgang von den vorhin erwähnten nur dadurch, daß die Formveränderung sich mit den wechselnden Bedingungen periodisch wiederholt. Denn der Mechanismus ist in beiden Fällen ziemlich derselbe: Beim Wachstum entstehen neue Zellen, die das Gewebe in einer bestimmten Richtung vergrößern und so dem entstehenden Gebilde eine zweckmäßige Richtung geben. Bei der periodischen Drehung findet ein abwechselndes Anschwellen bestimmter Gewebsteile statt, das zu den entsprechenden Bewegungen des ganzen Pflanzenkörpers führt. Dies An- und Abschwellen kann ebenso wie das Wachstum als eine Stoffwechselerscheinung aufgefaßt werden. Nun finden sich aber einzelne Pflanzenarten, bei denen diese Bewegungsform an einzelnen Stellen in einem besonders hohen Grade der Ausbildung angetroffen wird und zu ganz schnellen, den Bewegungen der Tiere ähnlichen Bewegungen führt, die bei bestimmten Reizen eintreten.

Das bekannteste Beispiel dieser Art ist die Bewegung der *Mimosa pudica*, die bei jeder Erschütterung ihre emporgestreckten Blattstiele plötzlich herabfallen läßt und die daran sitzenden Blätter zusammenklappt. Dieselbe Stellungsänderung tritt auch mit Einbruch der Nacht ein. E. v. Brücke (29) hat diese Erscheinung untersucht und ge-

funden, daß sie durch Veränderungen in dem „Gelenkwulste“ an der Ursprungsstelle des Blattstieles und der einzelnen Blättchenstiele und Rippen hervorgerufen wird. Indem er die Pflanze zuerst in die Lage brachte, daß der Blattstiel wagerecht, der Stamm schräg aufwärts stand, und sie dann umkehrte, so daß der Blattstiel wiederum wagerecht, der Stamm aber nunmehr schräg abwärts stand, und in beiden Lagen den Winkel zwischen Stamm und Blattstiel maß, gewann er ein Urteil über die Steifigkeit der Befestigung des Blattstieles in seinem Gelenkwulst. Denn bei der ersten Messung strebte das Gewicht des Blattes, den Stiel gegen das untere Ende des Stammes zu ziehen, bei der zweiten gegen das obere, und es ist klar, daß, je schlaffer der Gelenkwulst, desto größer der Unterschied zwischen den beiden Stellungen ausfallen mußte. Wurde nun die Pflanze gereizt, so daß sie die Nachtstellung annahm, und unter diesen Umständen die Messung wiederholt, so erwies sich, daß der Gelenkwulst erheblich schlaffer geworden war, und zwar wesentlich in seinem unteren Teile. Diese Beobachtung wird durch eine Veränderung im Aussehen des Wulstes bestätigt, der im Tageszustand hell, im Nachtzustand dunkelgrün erscheint. Die Hypothese, durch die Brücke den ganzen Vorgang zu erklären und auf bekannte physikalische Erscheinungen zurückzuführen suchte, kann nicht mehr als brauchbar angesehen werden. Brücke hat auch noch nachgewiesen, daß bei der Veränderung, die die Pflanze mit dem Einbruch der Nacht durchmacht, die Biegungsfestigkeit des Gelenkwulstes zunimmt, daß also hier nicht eine Erschlaffung im unteren Teile des Wulstes, sondern vielmehr eine Schwellung im oberen stattfindet.

Unter geeigneten Bedingungen kann man, wie Pfeffer angibt, beim Anschneiden des Wulstes den Zellsaft hervorspritzen sehen.

Pfeffer (195) hat berechnet, daß der Druckunterschied in den Zellen des Gelenkwulstes 2—5 Atmosphären betragen müsse, und knüpft hieran die Erörterung der Bedingungen, unter denen eine so große Aenderung des intracellulären Druckes entstehen könnte. Es wäre erstens denkbar, daß sich die Eigenschaften der Zellen änderten, und zwar könnte es sich um eine bloße Aenderung der Elastizität handeln, von der ja bei gleicher Füllung die Spannung der Wände abhängt. Dies ist indessen unwahrscheinlich, denn man kann sich schwer vorstellen, daß ein so großer Spannungsunterschied auf diese Weise in sehr kurzer Zeit entstehen kann. Zweitens könnte sich die Quellungsfähigkeit des Zellinhaltes ändern. Mit beiden Fällen wäre schwer vereinbar, daß die Bewegung auf Reiz offenbar mit einem Austritt von Wasser aus den Zellen verbunden ist. Schließlich kann man annehmen, daß es sich um Eigenkräfte des Zellprotoplasmas handelt, die ebenso wie die amöboïde Bewegung und Cilienbewegung durch die Lebenstätigkeit des Protoplasmas hervorgerufen werden.

Aehnliche Bewegungen, in kleinerem Maßstabe, sind bekannt an den Staubfäden der Cynareen, von *Berberis*, *Mahonia* u. a. m. und an der Narbe von *Mimulus, Martynia, Bignonia, Goldfussia.*

Ganz allgemein gilt für die Bewegungen der Pflanzen, daß sie durch Narkotika oder Anaesthetika aufgehoben werden können (51. 170).

II. Flimmerbewegung.

A. Wesen, Verbreitung und Einteilung.

Die zweite Hauptform der Bewegung ist die Flimmerbewegung, die ebenso wie die Protoplasmabewegung in einer ganzen Reihe verschiedener Erscheinungsformen auftritt. Die Flimmerbewegung besteht darin, daß vorgebildete Bewegungsorgane, die als Flimmerhaare, Cilien, oder auch als Geißeln, Plättchen u. a. m. bezeichnet werden, eine rhythmische Bewegung ausführen. Pütter (204), der seit Engelmann (57) die erste umfassende Darstellung der Flimmerbewegung gegeben hat, schließt die Rhythmizität als Merkmal aus. Sie dürfte aber die meisten Formen doch so kennzeichnen, daß man berechtigt ist, sie in die Definition aufzunehmen.

Die Flimmerbewegung ist im Tierreich fast ebenso verbreitet wie die Protoplasmabewegung, indem sie eben nur der niedrigsten Tierklasse fehlt, in der zweiten Klasse des ersten Tierkreises, bei den Infusorien, die wichtigste Bewegungsform bildet und bei den übrigen höher entwickelten Formen bis zum Menschen hinauf, auch bei den Fischen (176), in einzelnen Organen vorkommt.

Vom vergleichenden Standpunkt ist interessant, daß nach einer Angabe, die Burmeister zugeschrieben wird, die Flimmerbewegung bei allen Tierarten fehlen soll, die Chitin enthalten. Es kommen aber Ausnahmen von dieser Regel vor, da es sowohl Infusorien wie Anneliden geben soll, die Chitin enthalten und zugleich Flimmerbewegung zeigen (14).

Von den verschiedenen Formen der Flimmerbewegung empfiehlt es sich folgende zu unterscheiden:

1) Eigentliche Flimmerbewegung, Wimperbewegung oder Cilienbewegung findet sich bei den Infusorien und den meisten höher entwickelten Tieren und besteht in einer rhythmischen Biegung mikroskopisch kleiner Härchen, die in Reihen als „Wimpersaum" oder flächenhaft angeordnet sind (Motus uncinatus von Valentin, 266).

2) Geißelbewegung kommt namentlich bei Bacillen und bei Infusorien vor, und besteht darin, daß länglichere, peitschenförmige Gebilde, die meist einzeln oder in kleineren Gruppen stehen, eine wellenförmig ablaufende Krümmung durchmachen (Motus undulatus von Valentin, 266).

3) Flossensaumbewegung findet sich an den Schwänzen der Spermatozoen der Batrachier in ausgebildeter Form, aber auch bei *Trypanosoma* u. a. Sie besteht darin, daß die bewegliche Wimper von einem flossenartig vorragenden Blatte eingefaßt ist, das seitlich Wellen schlägt.

4) Cirren- oder Flimmerblättchenbewegung entspricht der eigentlichen Flimmerbewegung, nur daß an Stelle der Härchen gröbere Organe oder schaufelförmige Plättchen treten.

Im einzelnen ist die Gestalt der Flimmerorgane sehr mannigfaltig, so daß eine ganze Reihe verschiedener Typen aufgestellt worden ist, deren mechanische Wirkungsweise aber im wesentlichen die gleiche sein dürfte. Im bezug auf die morphologischen Einzelheiten sei auf die Darstellungen von Pütter (204) und von Weiss (282) und die

von ihnen angeführten Literaturstellen, insbesondere sei auf die Angaben von BÜTSCHLI in BRONNS (26) Klassen und Ordnungen des Tierreiches und auf das ältere Werk von STEIN (250) verwiesen.

B. Theorie der Flimmerbewegung.

Ueber die allgemeine Physiologie der Flimmerbewegung ist vom vergleichenden Standpunkt nicht viel zu bemerken, weil die Haupteigentümlichkeiten der Flimmerbewegung bei allen Tierarten in gleicher Weise wiedererscheinen.

I. Was den Ursprung des Bewegungsreizes betrifft, so hat man geglaubt, ihn in der Flimmerzelle suchen zu sollen. Manche Beobachter (202) glauben auch im Innern der Zelle kontraktile Fibrillen zu finden, die an der Cilie ansetzen. Da aber festgestellt werden konnte (2, 193), daß die Flimmerorgane sich noch bewegen, nachdem sie von der Zelle getrennt sind, nahm VERWORN (276) an, daß die Bewegung eine Eigenschaft eines Teiles des Organes sei, den er als „Flimmerelement“ bezeichnete und der aus der Cilie und ihrem „Basalstück“ bestehen sollte. Nun gibt es aber auch Bewegungen der Flimmerorgane, die gar nicht von der Zelle oder dem Basalstück ausgehen können, wie z. B. die Bewegungen der Flossensäume. Ferner ist beobachtet worden, daß Cilien, Geißeln, Flimmerplättchen sich noch bewegten, nachdem sie auch vom Basalstück getrennt worden waren (2, 57). Es bleibt also nichts übrig als anzunehmen, daß die Bewegung in den bewegten Organen, den Härchen, Cilien, Geißeln usw. selbst ihren Sitz und ihren Ursprung hat, wie dies VIGNON (277) besonders nachdrücklich hervorhebt.

II. Auch die Fähigkeit, den Reiz zu leiten, muß man der Substanz der flimmernden Teile selbst zuerkennen, da z. B. an den Geißeln und den mit Flossensaum versehenen Cilien die Bewegung der Länge des Organs nach fortlaufen muß, wozu offenbar die Fähigkeit, den Reiz zu leiten, erfordert wird (57).

III. Eine besondere Eigentümlichkeit der Flimmerbewegung in vielen Fällen ist der Uebergang der Reizleitung von einer Zelle auf die andere. In dieser Beziehung bestehen offenbar Unterschiede bei den verschiedenen mit Flimmerorganen versehenen Organismen, denn in dem Flimmerepithel ist nachweislich die Tätigkeit jeder folgenden Zelle von der der vorhergehenden in der Weise abhängig, daß der Cilienschlag der ganzen Epithelfläche eine Reihe aufeinander folgender Wellen bildet. Die Richtung der Reizleitung ist stets die des Schlages, der Ablauf der Welle kann dagegen in umgekehrter Richtung stattfinden, da es sich dabei, wie KRAFT (129) hervorhebt, nur um einen optischen Eindruck handelt.

Besonders bemerkenswert ist, daß unter Umständen Umkehrung der Richtung des Schlages beobachtet worden ist (188).

Bei Rotiferen und bei solchen Organismen, bei denen die Flimmerbewegung zur Ortsbewegung dient, ist ferner die Bewegung auch offenbar rein willkürlich, sie steht bisweilen still und tritt zu anderen Zeiten wieder auf.

IV. Die eigentliche Energieerzeugung findet ebenfalls am Orte der Bewegung selbst, also in den Cilien oder Geißeln statt. Bei dem Flimmerepithel der höher entwickelten Tiere, wo einfache kurze Cilien

aus Epithelzellen hervorragen, könnte man allerdings im Zweifel sein, ob nicht eine Bewegung im Protoplasma der Zelle die Cilien einfach in die flimmernde Bewegung versetze, ebenso wie eine Fahnenstange, ohne selbst Bewegungsfähigkeit zu haben, vom Fahnenträger geschwenkt werden kann. In den Fällen, in denen eine Geißel in mehrfache wellenförmige Krümmung oder ein gefältelter Flossensaum in Bewegung gesetzt wird, kann aber die Bewegungsenergie nicht von der Zelle aus fortgeleitet sein. Denn es kann wohl in einer Peitschenschnur durch die den Peitschenstiel haltende Hand eine wellenförmige Bewegung hervorrufen werden, in diesem Falle ist aber die Energie, die den Ablauf der Welle hervorbringt, in die Form kinetischer Energie der Peitschenschnur umgesetzt. Bei der sehr geringen Masse der Geißelfäden, die sich überdies unter Wasser bewegen, würde selbst, wenn die Form der Bewegung auf diese Weise hervorgebracht werden könnte, doch jedenfalls nur eine ganz verschwindende Energiemenge nach außen abgegeben werden können. Da aber die mit solchen Geißeln versehenen schwärmenden Bakterien sich mit erheblicher Energie durchs Wasser bewegen, muß eine Eigenbewegung der Geißelfäden angenommen werden, die die Wellenbewegung hervorruft. Dasselbe gilt von der Bewegung der Flossensäume. Wenn man aber für diese beiden Fälle Eigenbewegung des flimmernden Organes annimmt, darf dasselbe auch für die Bewegung der einzelnen Cilien gelten.

Damit fällt natürlich auch die von E. A. Schäfer aufgestellte Hypothese (234) der zufolge die Cilien hohl sein sollten, so daß ihnen durch Einpressen von Flüssigkeit von seiten der Basalzelle Bewegung erteilt werden könnte.

Ebensowenig haben sich die histologischen Befunde angeblicher „Wimperwurzeln“ bestätigt (202), die aus dem Innern der Zelle, Muskeln vergleichbar, zur Ansatzstelle der Cilien verlaufen sollten.

C. Mechanik der Flimmerbewegung.

1. Form der Kräfte.

Wie Pütter (204) ausführlich dartut, ist die Art und Weise wie eigentlich die Bewegung der Flimmerorgane zustande kommt, vollkommen unbekannt, und die mechanische Betrachtung muß sich darauf beschränken, aus den Formen der Bewegungen Schlüsse auf die Form der wirksamen Kräfte zu ziehen, um so wenigstens die Aufgabe, die sich hier der Forschung bietet, möglichst genau zu bezeichnen.

Wenn es sich um einfache Krümmung einer geraden oder wenig gekrümmten Cilie handelt, so kann diese durch eine einseitige Kontraktion zustande kommen. Der unkontrahierte Teil der Cilie leistet dann der Kontraktion Widerstand, so daß in jedem einzelnen Querabschnitt der Cilie ein Kräftepaar entsteht, das eine Biegung der einzelnen Abschnitte, mithin eine Krümmung der ganzen Cilie hervorruft. Dieser Mechanismus wird im folgenden Abschnitt in bezug auf die Muskelbewegung von Körperteilen ohne Knochengerüst ausführlich erläutert. Es ist klar, daß die Kraft der Bewegung ebenso sehr von der Größe des Widerstandes des unkontrahierten Teiles, wie von der Größe der Zugkraft des kontrahierten Teiles abhängt, denn wenn der unkontrahierte Teil ganz weich nachgäbe, würde er durch die einseitige Kontraktion zu einem Klumpen zusammengezogen werden, ohne daß ein kräftiger Biegungsausschlag hervorgerufen würde.

Dieser theoretischen Forderung entspricht auch der Befund, den Verworn an Ctenophoren erhoben hat: er nimmt an, daß die Bewegung durch zwei Substanzen, eine kontraktile und eine elastische, hervorgerufen wird. Die elastische Substanz soll in manchen zu den Flimmerorganen gezählten Objekten, wie in den Tentakeln der Suktorien in Form einer Oberflächenschicht, in anderen als „Achse“ erkennbar sein. In mechanischer Beziehung ist es ziemlich gleich, ob die eine oder die andere Anordnung besteht. Selbst in dem Falle, den Pütter hypothetisch erörtert, daß ein flimmerndes Organ auf einer Seite ausschließlich elastische, auf der anderen ausschließlich kontraktile Substanz enthielte, wäre durch diese Anordnung die Richtung des wirksamen Schlages keineswegs, wie Pütter annimmt, vorausbestimmt.

In ganz derselben Weise ist die Form abzuleiten, in der die Kraft bei verwickelteren Bewegungsweisen wirken muß. Um Krümmungen in zwei Ebenen hervorzubringen, müssen einseitige Kontraktionskräfte an verschiedenen Stellen und verschiedenen Seiten der Cilie wirkend gedacht werden. Soll ein und dasselbe Stück eine Kurve zweiter Ordnung bilden, so genügt es nicht, mehrere solche Kräfte anzunehmen, weil deren Wirkung sich zu einer einzigen Resultanten summieren würde, die dann nur eine einfache Krümmung nach der Seite der Resultante erzeugen würde. Dagegen würde eine in schräger Richtung, also in einer um die Cilie verlaufenden Schraubenlinie wirkende Kontraktionskraft eine gleichzeitige Krümmung in verschiedenen Ebenen hervorbringen.

Nun geht aber aus Pütters Zusammenstellung zahlreicher Beobachtungen hervor, daß die meisten Flimmerorgane außerordentlich mannigfacher Bewegungen fähig sind. Die oben angeführten Haupttypen der Bewegung finden sich in mancherlei Abarten und sogar zu höchst verwickelten Formen zusammengesetzt. Die Wellenbewegung ist, wie Bütschli (26, 31) und andere annehmen, wenigstens in vielen Fällen nicht eine bloße Wellenbewegung in einer Ebene, sondern eine schraubenförmige Krümmung, die längs der Cilie abläuft. Diese ablaufende Doppelkrümmung kommt nach Becker (7) und Fr. E. Schulze (243) auch mit Biegung gemeinsam vor, wodurch die von Becker als motus flagelliformis bezeichnete Bewegung entsteht. Auch eine solche Bewegung ließe sich durch eine einheitliche Kontraktionskraft erklären, deren Richtung in einer entsprechenden Kurve um den Körper der Cilie verliefe. Es würde also nur der entsprechenden Anordnung von elastischer und kontraktiler Substanz im Sinne Verworns bedürfen, um die Mechanik auch dieser Art des Cilienschlages verständlich zu machen. Diese Möglichkeit aber wird an Beobachtungen zu nichte, die beweisen, daß ein und dasselbe Flimmerorgan ganz verschiedene Bewegungen ausführt.

Bütschli hat an Flagellaten beobachtet, daß dieselbe Geißel bald in kurzen starken, bald in langgestreckten Krümmungen schlägt, und hat auch schon den Schluß gezogen, daß dies mit der Annahme bestimmter im Bau der Cilie bedingter Kontraktionslinien unvereinbar sei.

Ebenso beschreiben Lauterborn (140) und Prowazek (203) ganz unregelmäßige Bewegungsformen, die beliebig miteinander abwechseln. Daher ist nur eine Anschauung über die bei der Flimmerbewegung wirkenden Kräfte annehmbar, nämlich die, daß sie an jeder

Stelle des flimmernden Organes in ganz beliebiger Richtung wirken können.

2. Größe der Kräfte.

Die Größe der bei der Flimmerbewegung geleisteten Arbeit hat man auf verschiedene Weise zu schätzen versucht. Vergleichungen können auf Grund der vorhandenen Zahlen kaum mit größerem Recht gemacht werden, als nach dem bloßen Augenschein bei der Beobachtung unter dem Mikroskop. Eine für Vergleichungen brauchbare Methode hat Jensen (119) gefunden, indem er Paramäcien gegen Zentrifugalkraft arbeiten ließ. Das Gewicht des *Paramaecium* im Wasser berechnet er zu 0,000175 mg, die Kraft, die es entwickelt, zu 0,00158 mg.

Pütter (204) stellt die Betrachtung an, daß, wenn es sich bei der Flimmerbewegung um Oberflächenenergie handle, die kleinsten Flimmerorgane eine relativ viel größere Energie entfalten müssen, und findet dies bestätigt.

III. Muskelbewegung.

Erster Abschnitt: Allgemeine Muskelphysiologie.

A. Wesen und Verbreitung der Muskelbewegung.

Als dritte Bewegungsform, und zwar als die am höchsten stehende, ist die Muskelzusammenziehung anzusehen. Die höhere Entwicklungsstufe ist nach Engelmann dadurch gekennzeichnet, daß von den Fähigkeiten, die den einfacheren Bewegungsformen innewohnen, mehrere in den Hintergrund treten, während eine, nämlich die der Bewegung allein, in einer ganz bestimmten Richtung in viel höherem Maße als bei den einfacheren Bewegungsorganen ausgebildet ist. Beim Protoplasma der Amöbe zeigt sich automatische Erregbarkeit und Kontraktilität an jeder Stelle der gesamten Zellmasse. Bei der Flimmerbewegung ist es schon zweifelhaft, ob die automatische Erregbarkeit und die Reizbarkeit den flimmernden Organen in allen Fällen zukommt. Bei der Muskelbewegung ist die automatische Erregbarkeit höchstens in ganz vereinzelten Fällen, so für die Herzmuskulatur (60, 61) und die glatten Muskeln (164) mancher Organe angenommen worden, die direkte Reizbarkeit besteht zwar, tritt aber unter gewöhnlichen Bedingungen kaum hervor, weil für diesen Zweck in Gestalt der Sinnesorgane und der Nerven viel wirksamere Mittel vorhanden sind, dagegen ist die Bewegung ungleich energischer und nach ganz bestimmter Richtung, nämlich maximaler Verkürzung der Muskelfasern, entwickelt.

Gerade der Umstand, daß die Muskelfaser allerhand verschiedenen Reizen gegenüber erregbar ist, obschon sie unter den Verhältnissen, wie sie beim lebenden Tiere gegeben sind, durch die Nerven erregt wird, zeigt deutlich, daß sich die Eigenschaften der Muskelbewegung aus denen der einfacheren Bewegungsorgane durch fortschreitende Entwicklung herausgebildet haben.

Eine Uebergangsform bildet unter anderem der Stiel der Vorticellen, die, obschon sie zu den Protozoen zählen, in Hinsicht auf die

Bewegungsmechanik eine viel höhere Stufe einnehmen. Die Bewegung besteht darin, daß der Stiel, der in der Ruhe gestreckt ist, sich blitzschnell in die Form einer dicht gewundenen Schraube zusammenzieht und dadurch den knospenförmigen Körper der Vorticelle dicht an den Punkt heranzieht, an dem der Stiel haftet (Fig. 4). Nach Fauré (62) beruht diese Bewegung darauf, daß sich im Innern des Stieles vorhandene feine Fibrillen verkürzen, und zwar nicht in der ganzen Dicke des Stieles, sondern nur an einer in Schraubenwindung um den Stiel verlaufenden Linie, so daß dadurch der Stiel zu seiner schraubenförmigen Biegung gezwungen wird. Diese Kontraktion von Fibrillen steht offenbar auf ganz gleicher Stufe mit der Verkürzung der Fibrillen, die im Innern der Muskelfaser angenommen werden. Die große Geschwindigkeit der Bewegung bildet ebenfalls einen Vergleichspunkt. Hier ist indessen zu bemerken, daß die Art, wie die Bewegung zustande kommt, nämlich durch schraubenförmige Krümmung des Stieles, eine sehr große Bewegung bei verhältnismäßig geringer Verkürzung der Fasern hervorbringen muß. Es wäre also der Mechanismus der Windung des Stieles mit einer sehr großen Hebelübertragung zu vergleichen. Man kann also aus der Geschwindigkeit, mit der der Vorticellenkörper bewegt wird, nur mittelbar auf die Geschwindigkeit der Zusammenziehung schließen. Dabei ist wiederum zu bemerken, daß der Widerstand, den der Körper bei einer schnellen Bewegung im Wasser findet, nicht ganz unbeträchtlich sein kann, und daß, um bei den angedeuteten Hebelverhältnissen diese Bewegung hervorzubringen, eine recht bedeutende Kraftentfaltung angenommen werden muß. Diese Betrachtungen rechtfertigen es, daß die Zusammenziehung des Vorticellenstieles als mechanisch auf der Stufe der Muskelkontraktion stehend betrachtet wird. Der Vorticellenstiel verhält sich auch in der Beziehung dem Muskel ähnlich, daß er durch elektrische Ströme, die ihn quer durchsetzen, weniger stark gereizt wird als bei Längsdurchströmung (229).

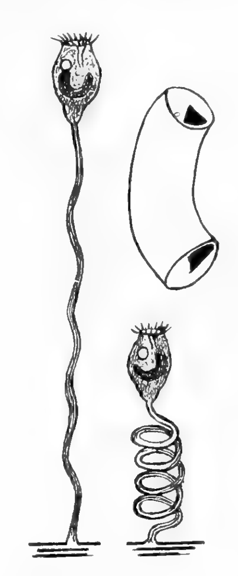


Fig. 4. Vorticelle mit ruhendem, ausgestreckten Stiel und mit kontrahiertem schraubenförmig gewundenen Stiel. Ein Abschnitt aus dem Stiel vergrößert, schematisch, mit Andeutung der Kontraktionslinie.

B. Einteilung der Muskelbewegung.

1. Morphologisch und funktionell.

Die eigentliche Muskelbewegung tritt in zwei ziemlich scharf getrennten Formen auf, neben denen allerdings gewisse Zwischenstufen vorkommen, nämlich als Bewegung der glatten und gestreiften Muskelfasern. Von diesen steht die Bewegung der glatten Muskelfasern offenbar der Protoplasmabewegung näher, da bei ihnen automatische Reizerzeugung in manchen Fällen angenommen wird, die Reizbarkeit eine viel größere Rolle spielt und die Kontraktion mit viel geringerer

Energie vor sich geht als bei der gestreiften. Die höhere Stellung der gestreiften Muskeln ist auch deutlich in der Verteilung der beiden Formen in der Tierreihe.

Glatte Muskelfasern kommen nämlich, wenn man der Reihenfolge von zehn Tierkreisen nachgeht, schon von dem dritten, den Cnidariern, an in sämtlichen Tierkreisen vor, nach Parker (189, 148 und 144) sind sogar schon bei den Spongien solche anzunehmen, während die gestreiften sich mit wenigen Ausnahmen auf die beiden auch im übrigen am höchsten entwickelten Kreise, die Arthropoden und Vertebraten, beschränken.

Vereinzelt sollen allerdings auch bei Anneliden und Mollusken gestreifte Muskeln vorkommen (147).

Ferner ist zu bemerken, daß die Entwicklung der gestreiften Muskeln bei den Arthropoden nicht durchaus als ein Zeichen fortschreitender Ausbildung zu deuten ist, weil die Arthropoden gestreifte Muskeln auch an den inneren Organen zeigen, die selbst bei den Säugetieren mit glatter Muskulatur versehen sind.

Zwischen glatten und gestreiften Muskeln finden sich eine ganze Reihe von Uebergangsformen. Unter diese ist der Herzmuskel der höher entwickelten Tiere zu rechnen, der in seinem Bau und seinen physiologischen Eigenschaften von den Skelettmuskeln abweicht, obgleich er unzweifelhaft quergestreift ist.

Bei den Tieren liegen eine Anzahl histologischer Beobachtungen vor, nach denen eine unechte Querstreifung in Muskeln vorkommen soll, die im allgemeinen als glatte erscheinen (166, 161, 162). Diese Angaben sind aber nicht sehr zuverlässig, da über die Anordnung der Querstreifung auch in den Skelettmuskeln der Wirbeltiere nicht ganz klare Anschauungen herrschen. Wenn also in den glatten Muskelfasern Reihen von Pünktchen gesehen werden, die eine Querstreifung hervorbringen, so muß die physiologische Bedeutung dieser Querstreifung doch zweifelhaft bleiben, und es ist eine Sache der bloßen Willkür, ob man in ihnen eine Annäherung an die gestreiften Muskeln sehen will oder nicht. Eher könnte man vielleicht aus der chemischen Untersuchung ein entscheidendes Kennzeichen herleiten, da sich glatte und gestreifte Muskeln durch die Reaktion und die Gerinnungstemperatur ihres Wasserauszuges unterscheiden (113).

2. Zusammensetzung der Muskeln.

Für die Vergleichung und Unterscheidung der verschiedenen Muskelarten gewährt die chemische Untersuchung gewisse Anhaltspunkte, obgleich die Beziehungen der chemischen Eigentümlichkeiten der Muskeln zu denen der Funktion noch nicht aufgeklärt sind.

In den Lehrbüchern der physiologischen Chemie, insbesondere auch bei Neumeister (81), finden sich zahlreiche Angaben zur vergleichenden Muskelchemie. Zusammenfassende Darstellungen dieses Gebietes, die auch umfassende Literaturangaben enthalten, hat von Fürth (84, 85) verfaßt.

Die Vergleichung muß sich auf gröbere Unterscheidungen beschränken, weil die Ergebnisse auch bei ein und derselben Muskelart nicht selten erhebliche Abweichungen zeigen. Es wird daher genügen, wenn hier nur auf einige Punkte der Muskelchemie hingewiesen wird.

Die eigentliche Masse der Muskelfasern besteht aus einer halbflüssigen Substanz, dem Sarkoplasma, in das doppeltbrechende Teilchen

eingelagert sind. Diese Beobachtung, sowie die beim Zerfall der Muskelfasern unter gewissen Bedingungen stattfindende Trennung in Fibrillen oder in Querscheiben beweist, daß das Sarkoplasma aus feineren Strukturelementen besteht, die indessen für die chemische Untersuchung bisher noch nicht voneinander zu trennen sind. Betreffend diese Struktur ist namentlich auf die Untersuchung von Rollett (222) und Hürthle (115) zu verweisen, in denen sich auch die neuere Literatur angegeben findet. Eine ältere Darstellung, die die früheren Arbeiten zusammenfaßt, ist von M. Heidenhain in den Ergebnissen der Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Merkel und Bonnet gegeben worden (102).

Chemisch ist der Inhalt der Muskelfaser ein Gemenge von eiweißartigen Substanzen. Sie können durch besondere Verfahren, wie zuerst Kühne (136) es beschrieben hat, aber auch einfach durch Auswässern aus Muskelbrei ausgezogen werden. Halliburton (97) hat zuerst gezeigt, daß es sich um ein Gemenge zweier verschiedener gerinnungsfähiger Eiweißkörper handelt, die er als Myosinogen und Paramyosinogen bezeichnete; von Fürth, der dieses Gebiet mit Erfolg bearbeitet und in verschiedenen Handbüchern im Ganzen dargestellt hat, gibt ihnen die Namen Myogen und Myosin (84—86).

Das Myosin verhält sich den Globulinen ähnlich, es fällt aus Lösungen bei Erwärmen bei etwa 46—51° aus. Auch bei Zimmertemperatur stellt sich Gerinnung ein, aber viel langsamer.

Das Myogen ist kein Globulin, sondern ist auch in reinem Wasser löslich, es fällt beim Erhitzen der Lösung bei 55—65° aus. Beim Stehen geht es in „lösliches Myogenfibrin“ über, das sich globulinartig verhält und sich dadurch auszeichnet, daß es beim Erhitzen der Lösung schon bei 39—40° flockig ausfällt.

Außerdem sind in verschiedenen Muskelarten von verschiedenen Forschern noch mehrere besondere Arten Muskeleiweiß unterschieden worden, die zum Teil auf Verwechslungen mit den drei angeführten Arten beruhen dürften, wie nach v. Fürth das Mytolin Heubners (110), zum Teil nur bestimmten Muskelarten zukommen. Andererseits hält es v. Fürth für unberechtigt, wenn Stewart und Sollmann (251) das lösliche Myogenfibrin mit dem Myosin für identisch erklären wollen.

Inwieweit die Muskelchemie zur vergleichenden Physiologie im allgemeinen in Beziehung tritt, ist am handgreiflichsten aus dem Versuch Przibrams (207) zu erkennen, das gesamte Tierreich vom muskelchemischen Gesichtspunkte einzuteilen, der zu folgender Aufstellung führt:

A. Kein Myogen:	Wirbellose.
B. Myogen:	Wirbeltiere.
a) Keine Fällung mit salicylsaurem Natron:	*Ammocoetes* (Cyclostomata).
b) Fällung mit salicylsaurem Natron:	(Gnathostomata?).
α) Lösliches Myogenfibrin, Myoproteïd (sogleich) in steigender Menge:	Anamnia, Pisces (Selachii, Teleostei).
Myoproteïd in Spuren:	Amphibia.
β) Kein lösliches Myogenfibrin sogleich Myoproteïd fehlend:	Amniota (Reptilia, Aves, Mammalia).

Außer den Plasmamassen, die aus dem Muskel durch Extraktion gewonnen werden können, enthält der Muskel noch gewisse Mengen Eiweißsubstanz in Form des sogenannten „Stroma“, das für die Skelettmuskeln der Wirbeltiere etwa 10—20 Proz. des Gesamteiweißes ausmacht. In dem Stromaeiweiß ist nach Pekelharing (192) auch Nukleoproteïd enthalten.

Ferner enthalten die Muskeln vieler Tiere Farbstoffe. Unter diesen ist am weitesten verbreitet ein dem Hämoglobin nahezu identischer Stoff (Myochrom), aus dem, nach Mörner, ebenso wie aus Blutfarbstoff, Hämin dargestellt werden kann (171).

Manche Muskelarten enthalten auch besondere Farbstoffe anderer Art, nämlich Lipochrome.

Die Muskeln enthalten neben den Eiweißstoffen ferner Kohlehydrate, und zwar vor allem Glykogen. Da das Glykogen vornehmlich als Energiequelle bei der Arbeitsleistung des Muskels angesehen wird, ist eine große Zahl von Untersuchungen angestellt worden, um die Abhängigkeit der Arbeitsleistung vom Glykogengehalt und umgekehrt festzustellen. Eine Zusammenstellung hierüber gibt v. Fürth (85). Es hat sich ergeben, daß bei Muskelarbeit tatsächlich der Glykogengehalt abnimmt (267). Bei Nahrungszufuhr, insbesondere bei Kohlehydratnahrung, steigt der Glykogengehalt der Muskeln wieder.

Eine ähnliche Rolle, wie dem Glykogen, ist dem Inosit zugeschrieben worden, der aber nur in unwesentlichen Mengen im Muskel vorkommt.

Die Art und Weise, wie das Glykogen bei der Muskelarbeit zersetzt wird, ist nicht bekannt. Da in den Wirbeltiermuskeln stets Milchsäure gefunden wird, so hatte man angenommen, daß diese bei der Muskelarbeit aus dem Glykogen entstehe. Sicher ist, daß die Tätigkeit der Muskeln mit Säurebildung einhergeht. Auch nach dem Absterben findet aber eine Säurebildung statt, ohne daß der Glykogengehalt der Muskeln abnimmt. Neben der Milchsäure wird auch Phosphorfleischsäure und Phosphorsäure im Muskel gefunden, sowohl nach Arbeit, wie nach dem Absterben. Endlich ist bekannt, daß im arbeitenden Muskel Kohlensäure gebildet wird.

Weiter finden sich im Muskel stets Extraktivstoffe, denen, wie es scheint, in vergleichender Beziehung große Bedeutung zukommt.

In Säugetiermuskeln findet sich Kreatin in Mengen bis zu 0,4 Proz., Kreatinin nur in kleinen Mengen. Die Menge soll zur Arbeitsleistung der Muskeln in Beziehung stehen, so daß es als ein „Ermüdungsstoff“ aufgefaßt wird.

In Mengen von zusammen über 0,1 Proz. finden sich Harnsäure, Xanthin, Hypoxanthin, Guanin, Carnin und verwandte Substanzen. Auch Harnstoff wird im Muskel in Mengen gefunden, die darauf schließen lassen, daß er aus dem Muskelstoffwechsel, nicht etwa aus dem Blute herstammt.

Der Gehalt der Muskeln an Kohlehydraten und den als Zersetzungsprodukte gedeuteten Säuren ist so sehr von wechselnden Bedingungen abhängig, daß er für die Vergleichung nicht in Betracht kommt. Freilich hat man versucht, den Glykogengehalt zur Erkennung verschiedener Fleischarten zu benutzen, aber mit zweifelhaftem Erfolg (Rusche, 232; Martin, 163).

Dagegen sind wesentliche Unterschiede im Muskelfett gefunden worden. Unter Muskelfett ist nur das in den Fasern selbst enthaltene

schwer extrahierbare Fett zu verstehen, nicht das zwischen den Fasern abgelagerte Fett. Muskeln vom Ochsen sollen 6—35 Proz., vom Hasen 1 Proz., vom Rebhuhn 1,4 Proz., vom Lachs 10 Proz., vom Aal bis zu 30 Proz. Fett enthalten (König). Der Herzmuskel soll größere Mengen Lecithin enthalten, nach Rubow ist das Verhältnis folgendes (231):

Hund	Herzmuskel	Skelettmuskel
Fett	4,30 Proz.	9,13 Proz.
Lecithin	8,30 „	4,83 „

Der Gehalt der Muskeln an Wasser und Salzen scheint nur bei Wirbeltieren untersucht worden zu sein. Vgl. v. Fürth (85) und auch Carvallo und Weiss (40).

Für Säugetiere wird der Wassergehalt auf durchschnittlish 75 Proz. angegeben. Die Muskeln der Fische sind nach Chittenden (45, 46) und Almén wasserreicher.

Aus einer Beobachtungsreihe von Katz (126) geht hervor, daß im Muskel Kalium in größter Menge, bis über 4 Prom. enthalten ist, während Natrium nur in viel geringeren Mengen vorkommt. Das Fleisch von Hühnern, verglichen mit Säugetieren, Fröschen, Fischen, hat an den verschiedenen Salzen durchweg höheren Gehalt. Die für Fische angegebenen Werte schwanken stark und übertreffen zum Teil noch die des Hühnerfleisches.

Die glatte Muskulatur ist nur an vereinzelten Organen verschiedener Tiere untersucht. Velichi (269) fand am Magen von Schwein und Gans, Bottazzi und Cappelli am Kropf des Huhns und am Uterus vom Rind, Swale Vincent und Lewis am Magen vom Schaf, daß die Eiweißkörper dem Myosin und Myogen der gestreiften Muskeln entsprechen. Ebenso fand v. Fürth bei Holothurien und Cephalopoden myosin- und myogenähnliche Eiweißarten, die sich aber in der Art der Gerinnung vom Myosin und Myogen der gestreiften Muskeln unterschieden. Das Stroma ist nach Saxl (233) im Verhältnis zum Plasma (25) reichlicher, der Wassergehalt bei Warmblütern nach Bottazzi und Cappelli größer, bei Kaltblütern nach Munk geringer als bei der gestreiften Muskulatur.

Wesentlich ist, daß die glatten Muskeln, ebenso wie ihr Extrakt, unter allen Umständen gegen Lackmus alkalische Reaktion zeigen.

Vergleichung der Zusammensetzung des Muskels bei verschiedenen Tierarten.

In der Mengenverteilung der verschiedenen Bestandteile sind bei den verschiedenen Tierarten wesentliche Unterschiede gefunden worden.

Die Verhältnisse bei den Warmblütern entsprechen den obigen Angaben.

Von Eiweißstoffen findet sich beim Kaninchen Myosin zu 12 bis 15 Proz., Myogen zu 63—76 Proz., Stroma 10—21 Proz., in den Brustmuskeln der Taube Myosin 15 Proz., Myogen 75 Proz., Stroma 9 Proz. (233).

Bei Fischen und Amphibien ist neben Myosin und Myogen auch lösliches Myogenfibrin in den Muskeln vorgebildet, während es bei den übrigen Wirbeltieren erst aus dem Myogen entsteht.

Bei den Fischen ist außerdem ein besonderer Eiweißstoff, das

Myoproteïd, in reichlicher Menge vorhanden, der bei Amphibien nur spurweise, bei den übrigen Wirbeltieren gar nicht vorkommt. Manche Fische, insbesondere der Lachs, zeichnen sich durch einen besonderen Muskelfarbstoff, Lipochrom, aus.

Eine ganz besondere Stellung nimmt die Muskulatur der Selachier ein, in denen zuerst Städeler und Frerichs, später v. Schröder einen Harnstoffgehalt von gegen 2 Proz. gefunden haben (239). Baglioni (3) hat diese Angaben verfolgt und gezeigt, daß für das Herz der Selachier eine mit 2 Proz. Harnstoff versetzte Lösung ein viel besseres Erhaltungsmittel ist als eine harnstofffreie Kochsalzlösung.

Im Gegensatz zu den Wirbeltieren, die ausnahmslos Myosin und Myogen aufweisen, ist nach v. Fürth bei Wirbellosen das Myogen und das lösliche Myogenfibrin nicht nachzuweisen. Krukenberg (132) glaubte bei Hummern und Mollusken Myosin gefunden zu haben, dagegen konnte v. Fürth bei Octopoden kein Myosin feststellen, ebensowenig bei Sepien und Holothurien. Da vergleichende Angaben über die Muskeleiweiße nicht zahlreich sind, stellt v. Fürth die Beobachtungen über das Verhalten von Wirbellosen gegen Temperaturerhöhung zusammen, um aus diesen Schlüsse auf die Gerinnungstemperatur des Muskeleiweißes zu ziehen. Bei den meisten Wirbellosen gerinnt das Muskeleiweiß schon bei 35—45°. Dem stehen Beobachtungen gegenüber, nach denen Organismen in heißen Quellen bei viel höheren Temperaturen lebend gefunden werden. v. Fürth (85) schließt an seine Zusammenstellung dieser Beobachtungen eine Erörterung derjenigen Tatsachen, die darauf schließen lassen, daß eine Gewöhnung an höhere Temperatur in dem Sinne möglich ist, daß sich die Gerinnungstemperatur der Eiweißkörper erhöht. Die Hypothese, daß dies durch Wasserverarmung geschehe (Davenport, 54), wird wenigstens für Amphibien von Kryz (133) widerlegt.

Im bezug auf den Gehalt an Extraktivstoffen, weisen die Muskeln mancher Wirbellosen Eigentümlichkeiten auf: Im Gegensatz zu den Wirbeltieren fehlt Kreatin und Kreatinin nach Krukenberg (132) beim Hummer, bei Mollusken und bei Würmern, nach Valenciennes und Fremy (265) bei Cephalopoden. Xanthinstoffe kommen nach Krukenberg und v. Fürth bei Crustaceen und Mollusken vor.

Auffällig ist ein hoher Gehalt an Taurin bei Cephalopoden und Mollusken. Nach Fredericq (75) und Krukenberg (132) scheidet sich aus dem Wasserextrakt von Cephalopodenmuskeln das Taurin in Kristallen beim bloßen Eindunsten ab.

Auch Glykokoll ist von Chittenden im Muskel von *Pecten* gefunden worden (45).

Zahlreiche Angaben über die quantitative chemische Zusammensetzung des Muskelfleisches verschiedener Tierarten im großen und ganzen sind in Königs Werk über die Nahrungsmittel (128) zusammengestellt. Neben Analysen des Muskelfleisches von Schlacht- und Federvieh, Wild und Fischen sind dort zahlreiche Mollusken, nämlich: *Venus, Mytilus, Pecten, Mya arenaria, Ostraea edulis* und *virginiana, Mactra, Helix, Buccinium*, ferner von Crustaceen *Astacus, Homarus, Crangon, Ballinectes*, weiter Asteriden, *Phallasia*, Tubularien, Sertularien, Quallen, *Heliactis, Acyonium*, endlich auch *Loligo* berücksichtigt.

Die Veränderungen der chemischen Zusammensetzung des Muskels

bei Arbeit sind noch nicht so genau erforscht, daß eine vergleichende Betrachtung möglich wäre. Dagegen sind die Erscheinungen der Starre, die nach dem Absterben oder beim Abtöten durch Erwärmung auftreten, vergleichend untersucht und mit den chemischen Eigenschaften der verschiedenen Muskelarten in Zusammenhang gebracht worden.

Bei Säugetieren werden die Muskeln beim Erwärmen auf 47° starr, infolge der Gerinnung des Myosins. Da die Muskeln der Amphibien lösliches Myogenfibrin enthalten, das schon bei 40° gerinnt, so tritt bei diesen schon bei 40° Wärmestarre auf. Beim Starrwerden tritt am unbelasteten Muskel eine geringfügige Verkürzung ein, durch deren Verlauf nach VERNON (271) die Muskeln von *Rana temporaria* und *esculenta* unterschieden werden können.

Nach dem Absterben tritt spontane Gerinnung, Totenstarre, ein. SAXL (233) hat das quantitative Verhältnis gelöster und koagulierter Eiweißstoffe vor und nach der Totenstarre bestimmt, und dadurch den endgültigen Beweis erbracht, daß die Totenstarre auf der Eiweißgerinnung beruht.

Bei den Wirbellosen liegen nur Angaben über die Wärmestarre vor.

C. Die glatten Muskeln.

Vergleichende Beobachtungen über die physiologischen Eigenschaften des Muskelgewebes gibt es nur wenige, dagegen ist bald diese, bald jene Art von Muskeln zu Versuchen benutzt worden, die die allgemeinen Eigenschaften der Muskeln betrafen.

Von glatten Muskeln sind auch die Muskeln von Mollusken, die Muskelschicht des Froschmagens und vereinzelt glatte Muskeln von Warmblütern untersucht worden. Zusammenfassende Darstellungen geben P. SCHULTZ (241) über seine eigenen umfassenden Versuche, ferner GRÜTZNER (93) in ASHER und SPIROS Ergebnissen der Physiologie und R. DU BOIS-REYMOND in NAGELS Handbuch.

a) Reizbarkeit.

ENGELMANN (60, 61) glaubte, den glatten Muskelfasern mancher Organe die Fähigkeit zu spontaner Erregung zuschreiben zu müssen. Diese Ansicht gibt auch S. MAYER (164) wieder. In neuerer Zeit sind in manchen der bis dahin als beweiskräftig geltenden Fälle Ganglienzellen nachgewiesen worden, und die Meinung herrscht vor, daß die glatte Muskulatur ebenso wie die gestreifte, von Nervenerregung abhängig sei (52, 182).

Im bezug auf mechanische Reize ist, sofern durch Atropin die Nerven im glatten Muskel abgetötet sind, ebenfalls kein wesentlicher Unterschied zwischen beiden Muskelarten, doch ist hervorzuheben, daß plötzliche Dehnung bei glatten Muskeln deutlich als Reiz wirkt (241).

Gegen thermische Reize erweist sich die glatte Muskulatur entschieden empfindlicher als gestreifte, da selbst nach Atropinisierung mäßige Erwärmung oder Abkühlung erregend wirken kann.

Bei chemischer Reizung sollen zwischen beiden Muskelarten eine Reihe spezifischer Unterschiede bestehen, indem bestimmte Mittel auf die eine Art Muskeln wirken, auf die andere nicht (284, 241).

An den glatten Muskeln der Iris ist Reizbarkeit durch Licht nachgewiesen (95).

Bei elektrischer Erregung hat sich gezeigt, daß keineswegs für die langsamer reagierende glatte Muskulatur auch längere Einwirkung des Reizes erforderlich ist. Im Gegenteil reagieren die glatten Muskelfasern sicher auf einzelne Induktionsschläge, die indessen stärker sein müssen, als für die Reizung von gestreiften Muskeln. Besonders hervorzuheben ist die Beobachtung von P. Schultz, daß das Präparat aus der glatten Muskelhaut des Frosches gegen feine Abstufungen der Reizstärke viel empfindlicher ist, als das Präparat vom Gastrocnemius des Frosches. Diese Angabe bedarf indessen noch der genaueren Prüfung.

Dagegen weist P. Schultz nach, daß die für eine Reizung erforderliche Energiemenge bei elektrischer Reizung der glatten Muskeln mehrere tausendmal größer ist als bei gestreiftem Muskel.

Das von Magnus (155) angenommene Refraktärstadium der glatten Muskeln des Darmes glauben Schultz (244) und Bottazzi (22) darauf zurückführen zu können, daß die untersuchte Muskulatur sich im Zustande der Kontraktion befand.

Die Elastizität der glatten Muskeln ist von A. Fick (65) am Schließmuskel der Teichmuschel und von P. Schultz am Präparat aus der Muskelhaut des Froschmagens untersucht worden, im wesentlichen mit dem gleichen Ergebnis wie bei den gestreiften Muskeln, daß nämlich die Muskelfasern durch kleine Belastung verhältnismäßig stark gedehnt werden, durch größere Lasten dagegen um immer kleinere Strecken, und daß schließlich ein Maximum der Dehnbarkeit erreicht wird.

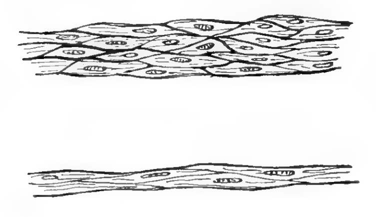


Fig. 5. Schematische Darstellung eines Präparates aus glatten Muskelfasern in ruhendem und in gedehntem Zustande unter dem Mikroskop. In ruhendem Zustande sind etwa vier Schichten Fasern, in gedehntem nur zwei übereinander zu erkennen. Nach Grützner.

Hier dürfte an eine Angabe von Basler und Grützner (93) und Müller (195) zu erinnern sein, daß nämlich die glatten Muskelfasern bei der Dehnung ihre Lage zueinander verändern können, so daß eine Schicht Muskelgewebe, die im ruhenden verkürzten Zustande aus vielen Lagen Fasern übereinander besteht, im Zustande äußerster Dehnung nur aus ein bis zwei Lagen besteht, indem die einzelnen Muskelfasern bis fast an ihre Endigungen auseinandergezogen sind (Fig. 5). Es wäre wünschenswert, daß diese Angabe an verschiedenen Objekten vergleichend nachgeprüft würde. Versuche, die Hr. Marimon auf des Verf. Anregung am Darm von *Salamandra maculata* anstellte, der zum Teil offen, zum Teil stark aufgebläht fixiert worden war, ließen keine Veränderung in der Zahl der Zellkerne auf einen gleichen Winkelabschnitt des Darmquerschnittes erkennen.

Bei solchem Befunde wird die stattfindende Dehnung natürlich nicht auf Rechnung der Muskelelastizität zu setzen sein, und sich nach anderen Gesetzen richten. Ebenso tritt bei Versuchen über die

Dehnbarkeit von glatten Muskeln die Wirkung der Nachdehnung leicht störend ein, und endlich auch die Einwirkung der Nerven, sofern diese nicht, etwa durch Atropin oder andere Vorsichtsmaßregeln, ausgeschlossen wird.

Da die glatten Muskeln sehr häufig Hohlorgane umschließen, so sei hier noch ausdrücklich hervorgehoben, daß der Druck im Innern eines dehnbaren Hohlgebildes durchaus nicht proportional der Wandspannung zunimmt. Die Tatsache, daß in der Harnblase bei starker Füllung und bei mittlerer Füllung gleicher Druck herrscht, ist also kein Beweis, daß die Spannung der glatten Muskelfasern bei verschieden starker Dehnung die gleiche sein kann (16, 185).

Die absolute Kraft der glatten Muskeln ist von P. Schultz am Froschmagenpräparat zu etwa 1 kg gefunden worden. Ein französischer Untersucher, Coutance (49), hat die Kraft der Schließmuskeln von *Pecten* zu 8000 g gemessen. Doch sind über den Querschnitt keine genauen Angaben beigefügt. Camerano (36) hat an *Pecten* und *Gordius* sorgfältige Bestimmungen ausgeführt, nach denen er im Maximum sogar etwas über 14000 g gefunden hat.

Aus diesen Angaben geht hervor, daß die glatten Muskeln verschiedener Tiere und Organe sich in bezug auf die absolute Kraft erheblich unterscheiden.

Was die Form der Zusammenziehung betrifft, so ist selbst für die am meisten untersuchte Art glatter Muskeln, die des Froschmagens, strittig, welche Form der Kontraktionskurve als normale Zuckungskurve anzusehen ist.

Ueber den zeitlichen Verlauf ist anzugeben, daß das Stadium der latenten Reizung von Winkler zu 3, von Schultz zu 1 Sek., von Capparelli (37) zu 0,69 Sek. angegeben wird, während die Zuckungsdauer 80—100 Sek. beträgt. Am Muskel der Nickhaut des Kaninchens hat Lewandowsky (146) 5—15 Sek. Zuckungsdauer gefunden, es besteht also auch hier zwischen glatten Muskeln verschiedener Organe und verschiedener Tierarten ein sehr bedeutender Unterschied.

Immerhin ist der Abstand zwischen der Zeitdauer der Zuckung bei gestreiften und bei glatten Muskeln im allgemeinen beträchtlich größer als zwischen verschiedenen Muskeln derselben Art.

D. Die gestreiften Muskeln.

Die mechanischen Eigenschaften der gestreiften Muskulatur sind vorwiegend an den Muskeln des Frosches untersucht worden, und von diesen wieder, aus technischen Gründen, vorwiegend am Gastrocnemius und Sartorius. Im ganzen darf man sagen, daß die am Froschmuskel gewonnenen Ergebnisse sich auch auf alle übrigen gestreiften Muskeln übertragen lassen, obschon bei genauerer Vergleichung im einzelnen Unterschiede gefunden worden sind.

Systematische Vergleichungen sind deshalb nur sehr spärlich, weil die Beobachtungsergebnisse auch unter möglichst gleichartigen Bedingungen erheblichen Schwankungen unterliegen, und bei der Vergleichung der Muskeln verschiedener Tiere gleichartige Bedingungen kaum zu erreichen sind.

Die Darstellung der allgemeinen Muskelphysiologie, wie sie sich in Hand- und Lehrbüchern (79, 108) findet, besteht demnach der

Hauptsache nach aus Angaben über das Verhalten des Froschmuskels, zwischen die hier und da vergleichende Bemerkungen über andere Muskelarten eingeschoben sind.

Die Angaben beziehen sich auf zahlreiche verschiedene Eigenschaften des Muskels.

a) Die Elastizität.

Haycraft (98) hat darauf hingewiesen, daß die Abnahme der Dehnbarkeit bei zunehmender Dehnung vielen organischen Stoffen gemeinsam und keine besondere Eigentümlichkeit des Muskelgewebes sei. Ferner bemerkt er, daß diese Eigenschaft am Muskel nur unter unnatürlichen Bedingungen, nämlich bei einem Grade der Dehnung nachzuweisen sei, in den der Muskel in seinem Zusammenhange mit dem übrigen Körper nie kommen könne. Diese Bemerkungen werden bei vergleichenden Versuchen über die Dehnbarkeit verschiedener Muskeln zu beachten sein. Die Erscheinungen der „elastischen Nachwirkung", des „Dehnungsrückstandes" und „Verkürzungsrückstandes" lassen eine einwandsfreie Vergleichung verschiedener Muskeln auf ihre Dehnbarkeit als fast unmöglich erscheinen.

b) Die Reizbarkeit und Erregbarkeit.

Unter den vielen Arbeiten, die zum Ziele haben, die Abhängigkeit der Erregung von der Form des Reizes festzustellen, sind einige, die das Ziel durch Vergleichung der Muskeln verschiedener Tierarten zu erreichen suchen. So hat Lapique (139) Muskeln von verschiedener Kontraktionsdauer in bezug auf die untere Grenze für die Dauer eines Reizstromes von gegebener Stärke verglichen und ist zu dem Schluß gekommen, daß für die Muskeln mit träg verlaufender Zuckung auch der Reiz von größerer Dauer sein muß, um überhaupt erregend zu wirken.

Folgende Zahlen geben die Versuchsergebnisse wieder:

	Muskel	Tierart	Minimaldauer wirksamer Reizung in Tausendstelsek.
1.	Gastrocnemius	*Rana esculenta*	3
2.	"	*,, temporaria*	7
3.	"	*Bufo vulgaris*	13
4.	Fußmuskel	*Helix pomatia*	48
5.	"	*Solen marginalis*	75
6.	Herzkammer	*Testudo graeca*	82
7.	Scherenmuskel	*Carcinus maenas*	300
8.	Mantelmuskel	*Aplysia punctata*	800

Hierzu ist zu bemerken, daß Nummer 4, 5 und 8 glatte, die übrigen Nummern gestreifte Muskeln sind, und daß die Muskeln 5, 7 und 8 bei niedrigerer Temperatur als die anderen geprüft wurden. Für vergleichende Zwecke ist daher die Zahlenreihe nicht recht geeignet, weil eben die Versuche nur darauf gerichtet waren, die Erregbarkeitsverhältnisse überhaupt aufzuklären.

c) Zuckungsverlauf.

Die obenerwähnten Versuche Lapiques werden ergänzt durch eine Zahlenreihe, die Carlson (38) bei Untersuchungen über die Leitungs-

geschwindigkeit der Nerven aufgestellt hat, und in der die verschiedenen Muskeln nach der Dauer ihrer Kontraktion verglichen werden. Auch hier sind glatte Muskeln neben den gestreiften aufgeführt.

Frosch	Gastrocnemius	0,1
Schlange	Hypoglossus	0,15
Hummer	Scherenschließer	0,25
Krabbe (Seespinne)	"	0,50
Myxine	Retractor mandibulae	0,18
Loligo	Mantelflosse	0,20
Limulus	Zangenschließer	1,00
Myxine	Kiemenbeutel	0,45
Octopus	Mantel	0,50
Limax	Fuß	4,00
Pleurobranchaea	"	10,00
Ariolimax	"	20,00
Limulus	Herz	2,25

d) Summation.

Ueber die Zahl der Einzelreize in der Zeiteinheit, bei der die Kontraktion verschiedener Muskeln zu einer gleichförmigen Dauerverkürzung verschmilzt, liegen eine Reihe von Einzeluntersuchungen, aber keine systematischen Vergleiche vor. Die Einzelergebnisse werden im nächsten Abschnitt angeführt.

e) Größe und Kraft der Verkürzung.

Die Bestimmung der absoluten Muskelkraft nach E. H. Webers Definition (281) ist für Froschmuskeln, verschiedene Muskeln des Menschen und für Muskeln von Crustaceen, Insekten und Mollusken ausgeführt worden, doch sind derartige Bestimmungen mit so viel Unsicherheit behaftet, daß eine Vergleichung kaum statthaft erscheint. Bemerkenswert ist in dieser Beziehung, daß die Angaben von Carvallo und Weiss (30) über die angeblich größere Zerreißungsfestigkeit kontrahierter Muskeln gegenüber ruhenden von Petren (194) zurückgewiesen werden. Es sollen daher auch hier die Angaben einzeln im folgenden Abschnitt wiedergegeben werden.

f) Die Ermüdung der Muskeln ist nur bei wenigen Arten untersucht.

g) Die Starre.

Vergleichende Untersuchungen über den Zeitpunkt, in dem die Totenstarre bei verschiedenen Muskeln desselben Tieres eintritt, sind zahlreich (Nagel, 178). Ueber den Eintritt der Wärmestarre bei verschiedenen Muskeln verschiedener Tierarten hat Vernon (27) umfassende Beobachtungsreihen angestellt, die beweisen, daß die Wärmestarre von der Gerinnung der Eiweißstoffe im Muskel herrührt, so daß die Unterschiede in der Temperatur, bei der Wärmestarre entsteht, von der Zusammensetzung des Muskeleiweißes abhängen.

l) Der eigentliche Vorgang der Kontraktion, d. h., die inneren Aenderungen, die die Verkürzung bedingen, sind bisher nur an vereinzelten Muskelarten untersucht, die sich besonders geeignet erwiesen haben, vornehmlich an Insektenmuskeln. Nach Engelmann (59) nimmt die anisotrope Substanz auf Kosten der isotropen zu, was sich im mikroskopischen Bilde daran zeigt, daß der ursprüngliche Helligkeitsunterschied zwischen beiden Substanzen im Kontraktionszustande

viel schwächer ist (Fig. 6 u. 7). Hürthle (115) bestreitet indessen Engelmanns Angaben.

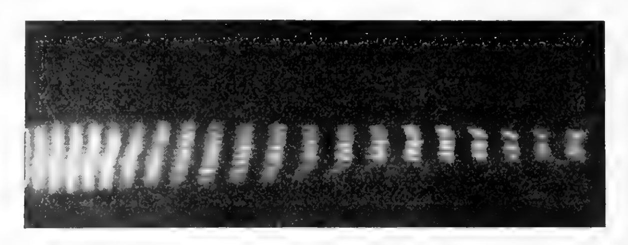


Fig. 6. Kontraktionswelle an einer Muskelfaser von *Chrysomela caerulea*, 550 : 1. Engelmann phot.

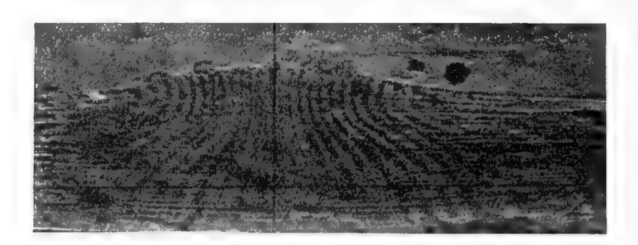


Fig. 7. Nervenhügel mit Kontraktionswelle, wie Fig. 6.

E. Die Mechanik der Muskelwirkungen im Tierkörper.

Der allgemeinen Muskelphysiologie, die die Funktion der Muskeln im allgemeinen, also die Kontraktion untersucht, steht die spezielle Muskelphysiologie oder Muskelmechanik gegenüber, die sich mit der Wirkungsweise der einzelnen Muskeln beschäftigt. Auch hier läßt sich eine Trennung in allgemeine und spezielle Muskelmechanik durchführen. Die nachfolgenden Ausführungen sollen die allgemeinen Bedingungen behandeln, unter denen die Muskelkontraktion als bewegende Kraft im Tierkörper wirksam wird.

Zusammenhängende Darstellungen der allgemeinen Muskelmechanik finden sich in Hermanns Handbuch (108), in Schäfers Textbook (234), in Nagels Handbuch (15), in Asher und Spiros Ergebnissen (18), in R. du Bois-Reymond, Spezielle Muskelphysiologie (17), in Strassers Muskelmechanik (252), R. Fick, Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke (68), O. Fischer, Theoretische Grundlagen für eine Mechanik der lebenden Körper (69). Vergleichende Betrachtungen sind indessen an all diesen Stellen nur in sehr geringem Maße angebracht.

1. Wirkungsweise der Muskeln im Tierkörper.

Das Muskelgewebe wird im Tierreich im wesentlichen auf vier verschiedene Weisen zur Bewegung des Tierkörpers verwendet.

I. Erstens kann eine Muskelmasse, ohne daß sie mit starren Gerüstteilen verbunden ist, in sich selbst bewegt werden. Dieser

Art ist die Bewegung der Zunge und der Lippen der Säugetiere, des Fußes der Muscheln und Schnecken.

Die Mechanik dieser Bewegung ist im Grunde genau dieselbe wie die der auf feste Teile wirkenden Muskulatur, nur daß statt fester Teile hier nachgiebige Muskelmassen eintreten. Wenn sich z. B. an dem Fuß einer Muschel sämtliche in einer Richtung verlaufende Fasern an einer Fläche verkürzen, während die übrigen Fasern untätig bleiben, so ist klar, daß der Fuß sich nach der Seite, an der die Zusammenziehung stattfindet, krümmen muß (Fig. 8 A). Auf jeden einzelnen Abschnitt des Fußes wirkt nämlich an der einen Fläche die Verkürzungskraft der Muskeln, an der anderen der Widerstand der untätigen Masse, und unter der Einwirkung dieses Kräftepaares muß eine Drehung jedes einzelnen Abschnittes stattfinden, die sich in der Krümmung des ganzen Organes äußert.

Einen ähnlichen Vorgang bietet die Verlängerung eines nur aus verflochtenen Muskelfasern bestehenden Organes. Indem nämlich alle querverlaufenden Muskelfasern sich zusammenziehen, entsteht eine

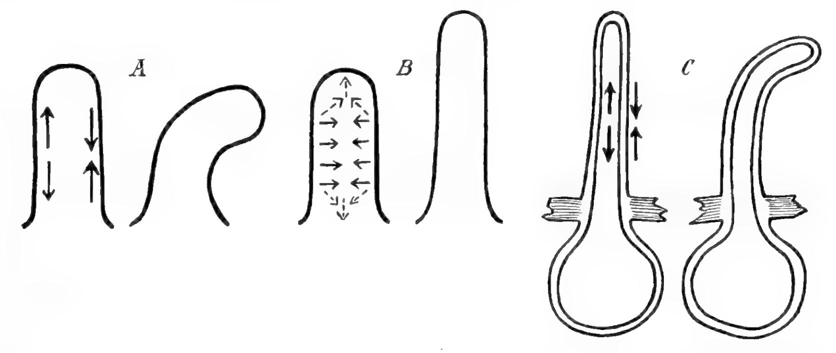


Fig. 8. Schematische Darstellung der Wirkungsweise der Muskeln ohne Knochengerüst. A Ein aus verflochtenen Muskelfasern bestehendes Organ wird durch Kontraktion der an der rechten Seite gelegenen Längsmuskeln gekrümmt. B Ein solches Organ wird durch allseitige Kontraktion querlaufender Muskelfasern gestreckt. C Ein mit kontraktilen Wänden versehenes Hohlorgan (Saugfüßchen eines Seesterns) wird durch einseitige Kontraktion gekrümmt, wobei die eingeschlossene Wassermasse die Gegenkraft liefert.

Kraft, die den Querschnitt des Organes zu vermindern strebt. Da die ganze Masse nachgiebig ist, ihren Rauminhalt aber nicht verändern kann, weicht sie notwendigerweise in der Längsrichtung aus und streckt sich (Fig. 8 B). Man kann hier, um die Analogie mit der Wirkung der Muskeln auf ein Knochengerüst aufrecht zu erhalten, den Zug der sich verkürzenden Fasern in zwei schräggerichtete Komponenten zerlegen, denen sich zwei schräggerichtete Widerstandskräfte entgegenstellen, die mit den Zugkräften zusammen zwei entgegengesetzte Schubkräfte in der Längsrichtung bilden. Einfacher und dem Sachverhalt nach natürlicher ist es, hier die Betrachtung an die einer unter Druck gesetzten Flüssigkeitsmasse anzuknüpfen (Fig. 8 C).

II. Zweitens wird das Muskelgewebe in der Weise zur Bewegung benutzt, daß es auf eine eingeschlossene Flüssigkeit drückt und dadurch Hohlorgane in Bewegung setzt. Beispiele dieser Bewegungsweise sind bei Mensch und Säugetieren die Bewegung der erektilen Organe und die geringfügige Bewegung freihängender Gliedmaßen

durch den Pulsstoß. Bei den niederen Tieren ist das hauptsächlichste Beispiel die Bewegung der Pedicellen der Seeigel (Fig. 8 C).

Die Mechanik ist in diesem Falle genau dieselbe wie oben, nur daß hier der Druck der Flüssigkeit selbstverständlich nach den Gesetzen der Hydromechanik zu betrachten ist. Insofern aber die Bewegung durch einseitige Verkürzungen eines aus Muskelgewebe gebildeten Schlauches besteht, darf einfach der Druck der Flüssigkeit als Gegenkraft gegen den Muskelzug betrachtet werden, so daß ein Kräftepaar entsteht, das das Organ bewegt.

III. Drittens kann das Muskelgewebe in Gemeinschaft mit festen Teilen die Bewegung hervorbringen, indem die festen Teile an der äußeren Begrenzung, die Muskeln im Innern gelegen sind (210). Die festen Teile bilden dann eine panzerartige Umhüllung, deren einzelne gelenkig verbundene Abschnitte die im Innern liegenden Muskeln in Bewegung setzen. Beispiele für diese Art der Bewegung bieten die Crustaceen und Insekten.

IV. Viertens endlich können die festen Teile zu einem inneren Gerüst zusammengesetzt sein, das von den außen von einem Teil zum anderen gespannten Muskeln bewegt wird.

2. Einfluß der Gerüstteile.

In allen diesen Fällen hängt die praktische Wirkung der Muskeltätigkeit, wie man sieht, nicht allein von der bei der Zusammenziehung entwickelten Muskelkraft, sondern ebenso sehr von der dadurch hervorgerufenen Gegenkraft ab. Besonders in den Fällen, in denen die Muskeln auf ein Gerüst aus festen Teilen wirken, ist es klar, daß die Bewegungsform ebenso sehr von der Gestalt und gegenseitigen Lage der festen Teile, wie von der Zugwirkung der Muskeln abhängt.

Bei verschiedenen Tieren ergeben sich nun in dieser Beziehung Unterschiede, die nur auf Grund der Erörterung der Muskelwirkung im allgemeinen beurteilt werden können.

Zunächst ist vorauszuschicken, daß für die Betrachtung der Bewegungen die anatomische Einteilung und Benennung der Muskeln gar keine Bedeutung hat. Bei jeder Bewegung werden alle Muskelfasern in Tätigkeit versetzt, die der Bewegung förderlich sind, gleichviel welchem anatomisch benannten Muskel sie angehören. Die physiologische Gruppierung der Muskeln ist eben von der anatomischen völlig unabhängig. Die physiologische Gruppierung steht aber auch nicht fest, sondern ändert sich sehr oft im Laufe einer und derselben Bewegung (107, 70).

Man darf also nicht etwa eine bestimmte Muskelgruppe, weil sie bei einer gegebenen Bewegung gemeinsam tätig ist, ein für alle mal als Synergisten bezeichnen wollen, denn für eine andere Bewegung können dieselben Muskeln in einer ganz anderen Einteilung anderen Gruppen angehören, ja es kann derselbe Muskel je nach der Stellung des Körpers einmal Beuger und ein anderes Mal Strecker sein. Von der Tätigkeit der Muskeln im ganzen wird man sich am besten eine Vorstellung bilden, wenn man sich alle Muskeln dauernd angespannt und die Bewegung dadurch herbeigeführt denkt, daß gewisse Muskelgruppen eine größere Spannung erhalten.

Um die wirklich bei irgendeiner Bewegung tätigen Muskeln zu bestimmen, kann man von dem oben ausgesprochenen Grundsatz ausgehen und annehmen, daß alle Fasern, deren Endpunkte sich ihrer anatomischen Lage nach bei der betreffenden Bewegung einander nähern, bei der Bewegung auch wirksam eingreifen. Man wird dann finden, daß diese Fasern zum Teil gar nicht an der Stelle liegen, an der die Bewegung vor sich zu gehen scheint, sondern erst durch Vermittlung der Knochen aus der Entfernung auf die bewegten Körperteile einwirken. Wenn sich z. B. ein Mensch oder ein Affe beim Klettern an den Armen emporzieht, so ist die augenfälligste Bewegung die Beugung des Ellenbogens. An dieser Beugung sind aber sehr wesentlich alle die Muskeln beteiligt, die von dem Rumpf zum Oberarm gehen, denn indem sie den Oberarm herabziehen, bringen sie, ganz abgesehen von der gleichzeitigen Wirkung der Ellenbogenbeuger, eine passive Beugung des Ellenbogengelenkes hervor (17, 70).

Diese Betrachtung zeigt, daß man sich beim Vergleich der Muskelleistungen verschiedener Tiere nicht etwa auf einen Vergleich der anatomisch gleich benannten einzelnen Muskeln beschränken darf.

Bei dieser Auffassung werden auch alle Versuche hinfällig, die anatomisch einzeln benannten Muskeln in bestimmte Systeme zusammenzufassen, etwa in der Weise, daß jedes Gelenk von einer Anzahl Muskeln umgeben sei, die bestimmte Bewegungen auszuführen hätten. H. von Meyer (169) hat ein solches System auf morphologischer Grundlage aufgestellt, wogegen nichts einzuwenden ist. Er teilt die um ein Gelenk gelagerten Muskeln in eine innere Gruppe und eine äußere „Wiederholungsgruppe". Dagegen hat in neuerer Zeit Jendrassik für jedes Gelenk 6 Hauptbewegungsrichtungen auffinden wollen, denen die Einteilung der Muskeln entsprechen sollte (117). Aehnliche Versuche zur Systematisierung der Muskelmechanik sind auch von der Seite der Nervenverteilung unternommen worden (91), haben aber stets zu Ergebnissen geführt, die mit denen der mechanischen Betrachtung unvereinbar sind.

Ebenso ist die Angabe Chaines (43), daß alle mehrbauchigen Muskeln der Längsachse des Körpers parallel laufen, soweit sie überhaupt als zutreffend betrachtet werden kann, nur aus morphologischen Gesichtspunkten, nicht aus mechanischen zu erklären.

Die Leistung der Muskeln für die Bewegung des Tierkörpers, die bei der Vergleichung der verschiedenen Tiere in Betracht gezogen werden muß, hängt von folgenden Bedingungen ab:

1) Von der absoluten Kraft des Muskelgewebes der betreffenden Tier- und Muskelart.

2) Von der Menge der Fasern, die bei der betreffenden Bewegung tätig sind, die sich nach dem Querschnitt der tätigen Muskeln bemessen läßt.

3) Vom Verkürzungszustand, in dem die Muskeln sich in jedem einzelnen Teile des ganzen Bewegungsvorganges befinden. Nach dem Schwannschen Gesetz nimmt die Kraft des Muskelzuges mit zunehmender Verkürzung sehr stark ab (und wird bei maximaler Verkürzung gleich Null).

4) Von der Richtung des Zuges der Muskelfasern, bezogen auf die Richtung der Bewegung, die hervorgebracht werden soll.

Die Bedeutung der letzten Bedingung ist am leichtesten zu er-

fassen, wenn man einen möglichst einfachen Fall betrachtet, nämlich den, daß ein einziges am feststehenden Körper (Fig. 9 *K*) gelenkig befestigtes starres Glied *A G* durch den Zug eines einzigen Muskels bewegt werden soll. Es ist klar, daß, wenn das Glied in der Stellung (*II*) ist, daß der Muskelzug genau in die Richtung des Gliedes gegen den Gelenkmittelpunkt (*G*) fällt, der Zug des Muskels nichts weiter bewirkt, als daß das Glied gegen den Gelenkmittelpunkt gedrängt wird. Ebenso ist klar, daß, wenn der Muskel (*III*) rechtwinklig am Gliede zieht, er dann mit einer vollen Kraft auf die Drehbewegung des Gliedes im Gelenk einwirkt. In allen anderen Lagen wird ein Teil des Muskelzuges als Druck oder Zug auf das Gelenk, und ein Teil als bewegende Drehkraft auftreten, und das genaue Verhältnis der Teilung läßt sich aus dem Satz vom Parallelogramm der Kräfte oder nach der Lehre von den Drehungsmomenten von Kräftepaaren entwickeln.

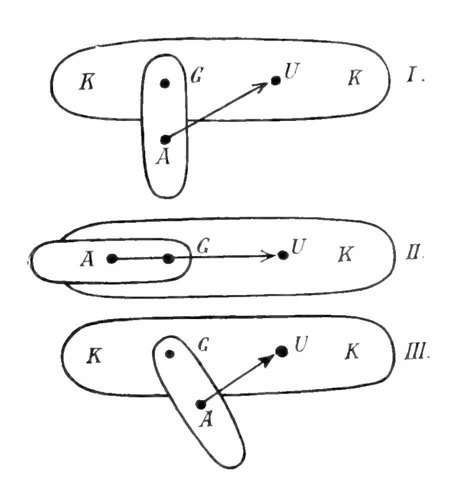


Fig. 9. Wirkung eines Muskelzuges zwischen dem als fest gedachten Körper *K* und einem in *G* beweglichen Gliede.

I. Schräger Zug. Die Kraft des Muskels *AU* wirkt drehend in der Richtung senkrecht auf *AG* und zugleich drückend in der Richtung *AG*.

II. Streckstellung. Die Kraft des Muskels wirkt allein drückend in der Richtung *AG*.

III. Günstigste Stellung. Die Kraft des Muskels wirkt allein drehend, da *AU* senkrecht auf *GA*.

Zwischen den verschiedenen Tierarten zeigen sich in der Anordnung des knöchernen Hebelwerkes und der Richtungen, in denen die Muskeln angreifen, wesentliche Unterschiede. So bilden die Muskeln der unteren Extremitäten beim Menschen mit Ausnahme des Wadenmuskels nur ganz spitze Winkel mit den Knochen, an denen sie angreifen, am Hinterbein des Pferdes dagegen sind sie durch die winklige Stellung der Knochen und durch deren bedeutende Muskelfortsätze zum Teil nahezu senkrecht auf die Richtung der Knochen, also in der günstigsten Lage zur Entfaltung ihrer Kraft angeordnet Ropoff, 227).

Ueber dieser Betrachtung eines sehr einfachen Falles darf man nicht vergessen, daß in Wirklichkeit der Muskelzug sich stets mit genau gleicher, aber entgegengesetzter Kraft an beiden Enden äußert. Die in der Anatomie hergebrachte Unterscheidung von Ursprung und Ansatz ist mechanisch ganz unbegründet, sie ist eine bloße Sprechweise, die mit Tatsachen gar keinen Zusammenhang hat. In Wirklichkeit werden immer beide Enden des Muskels gleichzeitig bewegt, und nur in der Größe der Bewegung bestehen Unterschiede, die indessen ganz von den besonderen Verhältnissen jedes einzelnen Falles abhängen.

Es können sehr verwickelte Bedingungen für die Bewegung entstehen, wenn z. B. ein Muskel von einem Körperteil über mehrere gelenkig verbundene andere Körperteile hinweg zu einem anderen hinzieht. Dann hängt die Form, die die Bewegung annimmt, von den Stellungen ab, die die Zwischenglieder zueinander haben, und von den Widerständen, die sie der Bewegung bieten. Ebenso verwickelte Bedingungen aber können dadurch entstehen, daß ein Glied, das einfach durch einen zum benachbarten Körperteil hinziehenden Muskel bewegt wird, mit weiteren Gliedmaßen gelenkig verbunden ist (Fig. 10). Ohne daß diese weiteren Gliedmaßen dann durch besondere Muskeln in Bewegung gesetzt werden, müssen sie sich infolge der Bewegung des ersten Gliedes bewegen, und diese Bewegung nimmt wiederum verschiedene Formen an, je nach der Lage, die die Gliedmaßen gegeneinander haben, und je nach den Widerständen, im einfachsten Fall nach der Trägheit der Massen der einzelnen Gliedabschnitte (69, 70).

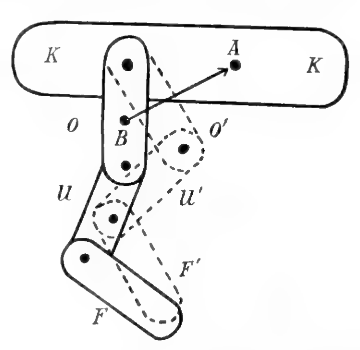


Fig. 10. Wirkung eines Muskelzuges zwischen dem als feststehend gedachten Körper *K* und einem aus drei gelenkig verbundenen Abschnitten bestehenden Gliede. Durch den Zug *BA* wird der Abschnitt *O* in die punktierte Lage *O'*, *U* in *U'*, *F* in *F'* gebracht.

Einzelne Fälle dieser Art hat an den Muskeln des Froschbeins Lombard (151) genau beschrieben.

F. Körpergrösse und Muskelkraft.

Ein Punkt, der für die Vergleichung der Muskelleistung verschiedener Tiere sehr wichtig ist, ist die absolute Größe der betreffenden Tiere.

Diese Betrachtung hat zuerst Borelli (21) mit Bezug auf die Sprungkraft der Tiere angestellt und in einem Lehrsatz zusammengefaßt, der in verkürzter Form lautet: „Quo minora sunt animalia, eo majores faciunt saltus.“ Die strengere Form, in die Borelli in der Ueberschrift zu seiner Erörterung den Satz kleidet, heißt: „Animalia minora et minus ponderosa majores saltus efficiunt, respectu sui corporis, si caetera fuerint paria.“

Nimmt man an, daß zwei Tiere sich nur durch die Größe voneinander unterscheiden, so ist klar, daß ihre Gewichte im Verhältnis der Kuben, und jede Fläche ihres Körpers, mithin auch die Querschnitte ihrer Muskeln im Verhältnis der Quadrate ihrer Längenmaße stehen müssen. Denn es ist vorausgesetzt, daß die beiden Tierkörper einander in geometrischem Sinne ähnlich sind, und für ähnliche Körper gilt der Satz, daß bei Vergrößerung der linearen Abmessung die Fläche im Quadrat, der Inhalt im Kubus des Längenmaßes zunimmt.

Werden also z. B. alle Längenmaße eines Körpers verdoppelt, so werden alle Flächen des Körpers vervierfacht, alle Teile seines Rauminhaltes verachtfacht.

Da nun die Muskelkraft von der Faserzahl, also vom Querschnitt der Muskeln, abhängt, ist klar, daß von zwei nur durch die Größe

verschiedenen Tieren in dem größeren die Muskelkraft, verglichen mit dem Körpergewicht viel geringer sein muß als in dem kleinen. Wäre das Verhältnis der Längenmaße 1:2, so ständen die Muskelkräfte im Verhältnis 1:4 und die Gewichte im Verhältnis 1:8. Das größere würde also mit der vierfachen Kraft das achtfache Gewicht zu bewegen haben, das heißt, mit jeder Maßeinheit seiner Muskelquerschnitte müßte es das doppelte Gewicht bewegen.

Daß diese theoretische Betrachtung im großen und ganzen auch in der Wirklichkeit zutrifft und daher eine der wichtigsten Grundlehren für die tierische Mechanik bildet, ist sicher. Schon aus dem Vergleich der Kraftleistungen kleiner und großer Menschen geht dies deutlich hervor, und ebenso ist es an der Schwerfälligkeit der größeren und größten Tiere zu erkennen.

Bei dieser theoretischen Betrachtung ist vorausgesetzt worden, daß sich das größere Tier von dem kleineren nur durch die Größe unterscheiden soll. Dies ist im allgemeinen nicht der Fall, da, wie schon Galilei (88) betont hat, das größere Tier, um eine seinem größeren Gewicht entsprechende Festigkeit zu erreichen, unverhältnismäßig dicker Knochen bedarf. Daher nimmt das Gewicht in Wirklichkeit mit wachsender Größe noch schneller zu, als die Theorie der geometrischen Aehnlichkeit erfordert. Dagegen kann der andere Teil der Rechnung, betreffend die Größe der Muskelquerschnitte, in Wirklichkeit für die größeren Tiere günstiger ausfallen als nach der geometrischen Theorie. Es entsteht hierbei die Frage, wie sich der Muskelquerschnitt eines größeren Tieres zu dem eines kleineren in bezug auf Kraftentwicklung verhält, die meines Wissens noch völlig unbearbeitet und offen ist. In obiger Betrachtung ist angenommen worden, daß der viermal so große Querschnitt der Muskeln des größeren Tieres viermal so viel ebensolcher Fasern enthält wie der des kleineren Tieres. In Wirklichkeit könnte der viermal so große Querschnitt die gleiche Zahl viermal so großer Fasern haben, und es wäre dann die Frage, ob dadurch die Kraft wirklich vervierfacht würde oder nicht. Außerdem aber braucht die Voraussetzung der geometrischen Aehnlichkeit in Wirklichkeit natürlich nicht zuzutreffen, und man wird wohl in den meisten Fällen finden, daß die Muskelquerschnitte größerer Tiere unverhältnismäßig größer sind als die kleiner. Dadurch würde die Geltung des Satzes in gewissem Grade eingeschränkt werden.

Die obige Betrachtung über den Vergleich zwischen den Muskelkräften großer und kleiner Tierarten findet sich schon in einem Aufsatz von Leuckart über den Bau der Insekten klar ausgesprochen (145).

Eine neue Seite gewinnt die obige Betrachtung, wenn man sie auf die Arbeitsleistung der Muskulatur überträgt. Geht man von dem Fall aus, daß zwei nur durch die Größe verschiedene Tiere durch die gleiche Bewegung ihren Körper aus einer Stellung in die andere bringen, und vergleicht die hierbei geleistete Arbeit, so ist für die Bemessung der Arbeit nicht das Gewicht allein maßgebend, sondern auch die Strecke, um die das Gewicht bewegt worden ist. Diese Strecke wird aber, wenn beide Tiere die gleiche Bewegung ausführen, bei dem größeren Tiere im Verhältnis des Größenunterschiedes größer sein als bei dem kleineren. Nimmt man als bequemes Zahlenbeispiel an, daß das größere Tier in allen seinen Teilen gerade zweimal so lang ist wie das kleinere, so wird es bei der gleichen Bewegung sein

achtmal so großes Gewicht um den doppelten Weg bewegt haben. Hier kommt eben in Betracht, daß die Muskeln des doppelt so großen Tieres auch zweimal so lang sind wie die des kleinen. Bezogen auf die Masse des Muskels, die das Maß für Länge und Kraft zugleich ist, zeigt sich dann, daß die Arbeit, die die Einheit des Muskels bei großem und kleinem Tier bei der gleichen Bewegung liefert, gleich ist. Diese Betrachtung beruht allerdings auf der Voraussetzung, daß das Muskelgewebe des großen und kleinen Tieres vollkommen gleich und nur an Menge verschieden sei.

Als ein besonderer Fall dieser allgemeinen Verhältnisse dürfte das von Ducceschi (56) aufgestellte Gesetz zu betrachten sein, daß die Bewegungen, insbesondere die periodischen Bewegungen der kleineren Tiere, sich rascher vollziehen als die der großen.

Bei den Ortsbewegungen der Tiere, namentlich bei der Flugbewegung, bringt die Verschiedenheit der Größe noch andere, von den äußeren Bedingungen der Bewegung abhängige Unterschiede hervor.

G. Die Autotomie.

Eine besondere Art der Muskeltätigkeit liegt wenigstens in den hervorragendsten Beispielen der eigentümlichen Erscheinung zugrunde, daß Tiere ganze Gliedmaßen willkürlich von ihrem übrigen Körper trennen. Zusammenfassende Darstellungen dieser Erscheinung geben L. Fredericq (76) in Richets Dictionnaire unter „Autotomie", und J. Frenzel in Pflügers Archiv, Bd. 50 (78). Frenzel gibt eine umfassende vergleichende Uebersicht über zahlreiche Beispiele bei den verschiedensten Tierarten. Es scheint mir aber, daß in seiner Darstellung der Begriff der Autotomie etwas zu weit gefaßt ist.

Wenn Frenzel die Abstoßung der Nabelschnur mit Recht als einen physiologischen Vorgang anderer Art von der Erscheinung der Autotomie trennt, so dürfte dasselbe für die Fälle gelten, die er als erste Beispiele echter Autotomie anführt, nämlich das Abstreifen des Wurzelstieles bei den Polycystiden, und der Geißelfäden bei Flagellaten. Der zweite dieser Fälle hat zwar äußerlich sehr große Aehnlichkeit mit der eigentlichen Autotomie, unterscheidet sich aber wesentlich dadurch, daß er zu einer bestimmten Zeit im Laufe der physiologischen Entwicklung, also normalerweise eintritt. Dagegen sind die Ablösung der Vorticellen von ihrem Stiel, das „Ausspeien der Eingeweide" bei Holothurien, das Zerbrechen von Haar- und Schlangensternen, und vor allem das Abwerfen von Körperteilen bei Würmern, Krebsen, Insekten und Wirbeltieren als eigentliche Fälle von Autotomie anzusehen, weil sie nur unter ganz besonderen Bedingungen, anscheinend als ein willkürlich angewendetes Mittel zur Abwehr oder Flucht auftreten. Es ist doch ein sehr wesentlicher Unterschied, ob ein Tier einen Körperteil, den es unter gewöhnlichen Verhältnissen bis an sein Lebensende behält und gebraucht, unter bestimmten ungewöhnlichen Bedingungen plötzlich abwirft, oder ob ein Organ, das seinen Zweck erfüllt hat, oder gar nur dadurch erfüllen kann, daß es sich vom Körper trennt, sich bei allen Tieren der betreffenden Art unter gegebenen physiologischen Bedingungen vom Körper ablöst. Deshalb möchte ich auch das Abreißen des Stachels bei den Bienen, des Penis bei den Drohnen, der Flügel bei Termiten ebensowenig als Autotomie betrachten wie das Abstoßen des Hectocotylus bei den Tintenfischen. Diese Unterscheidung wird auch von Henneberg (105) anerkannt.

Die Autotomie in ihren verschiedenen Formen wird folgendermaßen beschrieben:

Bei den Flagellaten gehen die Geißeln vor der Kopulation verloren, aber sie werden auch abgeworfen, wenn die Tiere in differente Medien gebracht werden. Die Geißel rollt sich spiralförmig und springt dann an einer bestimmten, etwas verdünnten Stelle ihres Fußendes ab, so daß sie sich vom Körper entfernt. Das abgeworfene Stück macht noch einige Bewegungen und stirbt dann ab. Eine mechanische Erklärung des Vorganges läßt sich nicht geben, es ist vielmehr besonders auf den Gegensatz hinzuweisen, der zwischen der bedeutenden mechanischen Leistungsfähigkeit der Cilien und Geißeln und diesem ganz leichten Zerbrechen besteht. Hierin liegt überhaupt das Rätselhafte bei der Erscheinung der Autotomie.

Bei den Vorticellen findet man häufig, daß sich einzelne Glocken anscheinend willkürlich von ihren Stielen lösen, während gerade die Leichtigkeit, mit der die Kontraktion der Stiele die Glocken in Bewegung setzt, beweist, daß die Stiele eine im Verhältnis zur Schwere der Glocke sehr große Kraft haben.

Das „Ausspeien der Eingeweide“ bei Holothurien ist wohl kaum als ein Fall eigentlicher Autotomie anzusehen, sondern kann durch eine heftige Zusammenziehung des Körperschlauches erklärt werden, die dann den flüssigen Inhalt der Körperhöhle austreibt.

Eine echte Autotomie mit Abreißen an vorher bestimmter Stelle beschreibt Hornyold (114) von den Pedicellarien der Echiniden.

Bei den Crinoiden und Ophiuriden zeigt sich wiederum der auffallende Gegensatz zwischen dem normalen oder abgestorbenen Zustand und der Zerbrechlichkeit unter besonderen Bedingungen. Während sie unter normalen Bedingungen allseitig beweglich sind und im toten oder in Konservierungsflüssigkeiten erhärteten Zustand sogar äußerst widerstandsfähigen zähen Bau zeigen, zerbrechen sie, wenn sie lebend aus dem Wasser genommen werden, oder lebend in differente Flüssigkeit gebracht werden, so leicht, daß es besonderer Vorsicht bedarf, unverletzte Exemplare für Sammlungen u. a. zu erhalten. Es muß also ein besonderer Zustand der Muskeln sein, der diese Zerbrechlichkeit bedingt. Uexküll (263) gibt an, im starr kontrahierten Zustand trete die Autotomie nie ein. Unter den Würmern zeigen die meerbewohnenden Nemertinen, namentlich *Meckelia somatoma*, die Eigenschaft der Zerreißlichkeit, die ebenfalls zu der erstaunlichen Beweglichkeit und Dehnbarkeit ihres Körpers in einem auffallenden Gegensatz steht. Es ist auch hier geradezu schwierig, unversehrte Exemplare zu konservieren.

Die Crustaceen gewähren das klassische Beispiel der Autotomie, die namentlich an *Stenorhynchus longirostris* und *Inachus scorpio* leicht zu beobachten ist. Huxley (116) hat sie auch an *Astacus* untersucht, doch gibt Frenzel an, daß der Flußkrebs in Deutschland sich nicht zu diesen Versuchen eigne. Der Vorgang besteht bei den Crustaceen darin, daß bei Reizen, die eine Extremität treffen, die betreffende Extremität an einer bestimmten Stelle ganz leicht, ohne einen besonderen Ruck oder irgendwelche Kraftleistung von seiten des Tieres abbricht. Dabei fließt an der Bruchstelle kein Blut aus, während es reichlich fließt, wenn man ein Glied abschneidet. Die Stelle, um die es sich handelt ist nicht die dünnste oder schwächste Stelle, aber sie ist nach Fredericq (76) diejenige Stelle, wo die vom Hüftgelenk kom-

menden Muskeln sich ansetzen. Dies deutet darauf, daß die Autotomie durch eine besondere Fähigkeit der Muskeln mechanisch bedingt ist. Es gehört außerdem eine ganz besondere Art der Reizung dazu, die Erscheinung hervorzubringen, denn wenn man z. B. den Krebs an den Endgliedern der Beine festbindet, so daß er sich durch Autotomie freimachen könnte, tritt sie nicht ein. Dagegen tritt sie bei Verletzung des Endgliedes durch Schnitt, oder bei Verbrennungsreiz ein. Da Zerstörung der betreffenden Gebiete des Zentralnervensystems die Fähigkeit zur Autotomie aufhebt, ist offenbar das Nervensystem bei dem Vorgang beteiligt. Für die Aufnahme des Reizes ist das so gut wie selbstverständlich, dagegen ist nicht einzusehen, auf welche Weise vom Nervensystem aus die mechanische Einwirkung zustande kommen soll, wenn nicht die Muskulatur eine wesentliche Rolle dabei spielt.

Nach FREDERICQ (76) ist dies auch unzweifelhaft der Fall. Er hat den Extensor des zweiten Gliedes als denjenigen Muskel erkannt, der durch eine kräftige Zusammenziehung, wenn das Bein dabei gegen einen Widerstand trifft, das zweite Glied an der Nahtstelle zwischen Basipodit und Jochiopodit abknickt. Dies läßt sich dadurch beweisen, daß Durchschneiden der anderen Muskeln an dem Vorgang nichts ändert, während die Autotomie unmöglich wird, wenn der Extensor durchtrennt worden ist. FREDERICQ hat ferner durch den Versuch festgestellt, daß das Bein von *Carcinus*, das einen Zug von 4 kg aushält ohne abzureißen, durch einen Zug von 250 g, der an der Extensorensehne wirkt, abgeknickt werden kann.

Besonders erwähnenswert ist noch, daß nach FRENZEL die verschiedenen Gliedmaßen eines Krebses sich bei Versuchen über Autotomie verschieden verhalten. Reizung des Endgliedes wirkt an allen schwächer als Reizung an den Abschnitten, die der Bruchstelle näher liegen. Die Schere wird auch bei Reizung des vorletzten Gliedes nicht abgeworfen, während dies bei den Füßen der Fall ist usf.

Ganz ähnliches kommt bei den Spinnen vor, obgleich oft nicht sicher zwischen einfachem Abreißen der Gliedmaßen und eigentlicher Autotomie zu unterscheiden ist. Bekanntlich verlieren die Weberspinnen, wenn man sie festhalten will, sehr leicht ihre Beine, und es ist fraglich, ob sie ausgerissen oder abgeworfen sind. Es geht aber aus den sorgfältigen Untersuchungen von FRIEDRICH (80) zweifellos hervor, daß bei Spinnen echte Autotomie vorkommt, denn er hat beobachtet, daß erst viele Stunden nach dem Reize das Bein abgeworfen wurde, und führt ferner an, daß der Fall dadurch besonders bemerkenswert sei, daß die Trennung im Verlaufe eines Muskels stattfinde. Auch WEISS (283) hat bei der Wasserspinne *Argyroneta* echte Autotomie festgestellt.

Unter den Insekten sind die Heuschrecken zu erwähnen, die leicht ihre Sprungbeine verlieren. Da dies auch unter der Einwirkung von Benzindämpfen geschieht (78), liegt unzweifelhaft Autotomie vor, deren Mechanismus dem von FRFDERICQ für die Krebse festgestellten ähnlich sein muß.

Bei Eidechsen und Blindschleichen bricht bekanntlich beim Fangen leicht der Schwanz ab, während er an toten Tieren durchaus nicht zerbrechlich, sondern zäh und biegsam ist. Der einzige Unterschied gegenüber dem Verhalten der Krebsbeine ist, daß hier jede beliebige Stelle zwischen zwei Wirbeln vom Bruch betroffen werden kann, was

aber, bei dem gleichförmigen Bau des Schwanzes, nicht wundernehmen kann. Im ganzen ist der Vorgang in diesen Fällen leichter zu verstehen, weil dabei ein viel stärkerer äußerer Widerstand im Spiele ist. Die Kraft des ganzen Tieres kommt gegenüber dem Festhalten am Schwanzende zur Geltung, so daß es hier mechanisch wohl verständlich ist, daß eine örtliche starke Muskelkontraktion den Bruch der Wirbelsäule hervorruft.

Wenn schließlich Frenzel, um auch bei einem Säugetier ein Beispiel von Autotomie anzuführen, erwähnt, daß die Schwanzhaut von *Muscardinus avellanarius*, wenn man das Tier am Schwanzende erhascht, abreißt, so daß das Tier mit gehäutetem Schwanzende entflieht, so liegt eben auch nur ein Abreißen, nicht ein Abwerfen vor. Cuenot (50) und nach ihm Henneberg (105) haben diese Erscheinung genauer untersucht und festgestellt, daß die Schwanzhaut von der Wurzel nach dem Ende zu in immer höherem Grade zerreißlich ist, so daß das Endstück schon bei einer Belastung von 20—30 g abreißt. Cuenot gibt sogar an, das bloße Körpergewicht von *Mus silvaticus* genüge, aber Henneberg widerspricht dem, da das Gewicht nur 12—15 g beträgt.

Die mechanische Ursache der wahren Autotomie bleibt nach dem Gesagten noch unklar, und es ist sehr die Frage, ob überhaupt eine rein mechanische Erklärung wird gefunden werden können.

Zweiter Abschnitt. Muskelphysiologie der einzelnen Tierarten.

Obgleich an vielen einzelnen Tierarten Versuche über die Funktionsweise der Muskeln vorliegen, ist eine eigentliche Vergleichung beim heutigen Stand der Kenntnisse noch kaum durchzuführen, weil die Ergebnisse in jedem einzelnen Falle zu großen Schwankungen unterliegen. In Tigerstedts Lehrbuch der physiologischen Methodik hat Bethe eine Zusammenstellung (9) über die Untersuchungen an den Muskeln Wirbelloser gegeben, die diesen Satz bestätigt. Insbesondere ist die Ungewißheit wiederholt hervorgehoben, ob man es mit den Muskeln selbst oder mit eingelagerten nervösen Elementen zu tun hat.

A. Wirbeltiere.

1. Säugetiere.

a) Quergestreifte Muskeln.

Von den Warmblütermuskeln sind vor allem an denen des Menschen Versuche gemacht worden, die indessen von der Mehrzahl der Versuche an Tieren dadurch abweichen, daß sie am lebenden Muskel in einem natürlichen Zusammenhange angestellt sind.

Die Versuche von Mosso und Benedicenti (172) über die Elastizität der menschlichen Wadenmuskeln haben zu sehr verwickelten Ergebnissen geführt, die nur so zu deuten sind, daß die Tätigkeit des Nervensystems die Hauptrolle dabei gespielt hat.

Es handelt sich hier also nicht um einfache Untersuchung der Elastizität des Muskels, sondern um Untersuchung des Muskels in verschiedenen Zuständen der Innervation.

Das Gesetz der polaren Erregbarkeit erweist sich für die Muskeln des Menschen wie der übrigen Wirbeltiere gültig (11, 79).

Ferner ist an den Muskeln des Menschen die absolute Kraft zu verschiedenen Malen gemessen worden. Die erste Bestimmung dieser Art war die von Weber (281) am Gastrocnemius, aus der wegen falscher Auffassung der Hebelverhältnisse zuerst ein falscher Wert berechnet wurde. Henke und Knorz (104) berichtigten diesen Irrtum und bestimmten die absolute Muskelkraft für die Muskeln des Armes, wobei sie einen höheren Wert fanden, als für den Wadenmuskel. Hermann (109) hat später die Messung am Wadenmuskel mit etwas anderer Anordnung als Weber wiederholt und dabei einen niedrigeren Wert gefunden als Weber nach der von Henke berichtigten Rechnung. Rosenthal (228) hat dann noch eine Messung an den Kaumuskeln des Menschen ausgeführt.

E. Weber, korrigiert nach Henke und Knorz	Wadenmuskel	4 kg
Henke und Knorz	Armbeuger	5—8 „
Hermann	Wadenmuskel	6,24 „
Rosenthal	Kaumuskeln	9—10 „

Aus diesen Angaben über die absolute Kraft der menschlichen Muskeln ist zu schließen, daß die absolute Kraft der verschiedenen Muskeln verschieden ist, und daß die Kraft des Menschenmuskels weit größer ist als die des Froschmuskels.

Was die Form der Zuckungskurve betrifft, so sind die Bedingungen, unter denen die einzelnen Untersucher ihre Beobachtungen gemacht haben, so verschieden, daß sich kaum irgendwelche bestimmten Ergebnisse anführen lassen.

A. Fick (66) ist schon davon ausgegangen, daß die Bewegung, die der Muskel eines lebenden Menschen in seinem natürlichen Zusammenhang mit den Knochen hervorbringt, mit der Zusammenziehung ausgeschnittener Muskeln nicht verglichen werden dürfe. Dagegen hat er unternommen, an einem Muskel, der gegen so starken Widerstand arbeitet, daß keine merkliche Verkürzung auftritt, die Zunahme der Spannung zu messen. Dies geschieht, indem man die ganz geringe Biegung, die der Muskel an einer starken Feder hervorbringt, in vergrößertem Maßstabe aufzeichnet (Kurve der isometrischen Zuckung). Dies Verfahren wendete Fick am Abductor indicis an, und fand dabei vor allem den Unterschied im Verhalten des menschlichen Muskels, verglichen mit dem des Froschmuskels, daß die Spannung bei tetanischer Reizung des Menschenmuskels 6—10mal größer war, als die bei Einzelreizen, während sie beim Froschmuskel höchstens 2mal größer war. Absolut gemessen, entwickelt der Froschmuskel bei Einzelzuckung eine höhere Spannung als der Menschenmuskel, im Tetanus dagegen eine bedeutend geringere.

Die Zahl der Reize in der Sekunde, die einen glatten Tetanus ergeben, wurde für den Abductor digiti minimi von Rollett (225) zu 14,08 angegeben. Daraus schließt Rollett mit A. Fick, daß die Summation aufeinander folgender Einzelreize beim menschlichen Muskel weiter geht als bei dem des Frosches.

Was die Vergleichung von Warmblütermuskeln untereinander und mit Kaltblütermuskeln betrifft, so liegen nur sehr wenig, wirklich vergleichbare Ergebnisse vor, weil die Untersuchungsbedingungen nur in wenigen Fällen als wirklich gleich angesehen werden können. Die

oben angeführten Ergebnisse über das Verhalten menschlicher Muskeln dürfen im großen und ganzen als Beispiele für den Vergleich zwischen Kaltblüter- und Warmblütermuskel gelten.

Die Vergleichung der Muskeln verschiedener Warmblüter untereinander ist noch nicht ausgeführt. Es läßt sich vermuten, daß die Muskeln etwa eines Hundes und einer Katze nicht genau gleich sind, aber da auch die Muskeln eines und desselben Tieres nicht völlig gleich sind, und selbst ein und derselbe Muskel sich unter verschiedenen Bedingungen verschieden verhält, ist es jedenfalls sehr schwer, die den Tierarten eigentümlichen Unterschiede festzustellen. Wie oben angegeben, wäre es vom mechanischen Standpunkt sehr interessant, zu untersuchen, wie sich die Muskeln großer und kleiner Tiere derselben Art, z. B. Tiger und Katze, verhalten, aber solche Untersuchungen liegen nicht vor.

Eine grundlegende Tatsache ist auf diesem Gebiete anzuführen, nämlich die, daß die Muskelfasern der Wirbeltiere mindestens zwei verschiedene Typen zeigen, die zuerst Ranvier (209) als rote und blasse Muskeln unterschieden hat. Die roten Fasern sind gröber und ziehen sich langsamer zusammen, die blassen sind feiner und ziehen sich schneller zusammen. Aus der größeren oder kleineren Menge roter und blasser Fasern in einem Muskel erklärt sich die besondere Form seiner Zuckungskurve.

E. Meyer (167) glaubte diesen Unterschied als auf eine nur unter künstlichen Bedingungen bei Haustieren entstandene Degeneration hinstellen zu können, doch weist H. Fischer (71) diese Ansicht zurück, und wird darin durch eine große Zahl anderer Beobachter bestätigt, die alle an der Unterscheidung Ranviers festhalten. So hat Paukul, der eine Uebersicht über die Literatur gibt (190), die verschiedenen Muskeln des Kaninchens nach der Zuckungskurve verglichen, und findet, daß die beiden Typen auch histologisch deutlich getrennt sind, da die blassen an Sarkoplasma ärmer sind. Ebenso gibt Knoblauch (127) an, daß die Farbe für den Unterschied nicht maßgebend sei, sondern die Struktur.

In neuerer Zeit wird der Unterschied zwischen den verschiedenen Muskelfasern ausschließlich auf den verschiedenen Gehalt an anisotroper Fibrillarsubstanz einerseits und Sarkoplasma andererseits zurückgeführt. Diese Theorie, die in etwas voneinander abweichenden Formen von vielen Forschern angenommen worden ist, ist von Bottazzi (24) und von Joteyko (122) ausführlich dargelegt worden.

Roesner (230) hat die Erregbarkeit der roten und blassen Muskeln des Kaninchens miteinander verglichen und gefunden, daß bei indirekter Reizung kein nennenswerter Unterschied hervortrat. Gegen mechanische Reizung waren die roten sehr viel erregbarer, und zeigten in ausgeprägter Form den idiomuskulären Wulst. Kochsalzlösung reizte die blassen Muskeln sehr viel stärker als die roten.

Die Latenz findet Fischer für beide Arten gleich. Kronecker und Stirling (131) geben an, daß zur Erzeugung des Tetanus bei den blassen Muskeln des Kaninchens 20—30, bei den roten nur 10 Reize in der Sekunde nötig seien, was mit anderen Angaben schwer vereinbar ist, da meist viel höhere Zahlen gefunden werden.

Rollett (224) hat an Kaninchenmuskeln die Geschwindigkeit der Fortpflanzung der Kontraktion gemessen und gefunden, daß die roten Muskeln mit 3,4 m Geschwindigkeit, sich nur wenig vom Frosch-

muskel unterscheiden, während die blassen mit bis 11 m sehr viel schnellere Bewegung zeigen.

Schon daraus, daß die roten und blassen Muskeln desselben Tieres sich voneinander erheblich in der Dauer der Kontraktion unterscheiden, geht hervor, daß nicht der Unterschied der Temperatur allein den Unterschied zwischen Kalt- und Warmblütermuskel bedingt. Im Ueberfluß hat F. S. Lee (142) in einer eigens darauf gerichteten Untersuchung gefunden, daß zwischen erwärmten Kaltblütermuskeln und gleich warmen Warmblütermuskeln Unterschiede im Zuckungsverlauf bestehen.

Eine besondere Untersuchung über die Muskeln der Fledermäuse hat Rollett (226) angestellt. Er findet sie durch ausgeprägt fibrillären Bau ausgezeichnet, in ihrer Bewegung auffälligerweise träger als alle Froschmuskeln, dagegen schneller als Schildkrötenmuskeln oder rote Muskeln vom Kaninchen.

Ein ganz ausgeprägter Fall von eigentümlicher Beschaffenheit der Warmblütermuskulatur darf hier nicht übergangen werden, das ist die Trägheit der Bewegungen des Faultieres. Selbst im Kampfe mit seinem Wärter, indem es sich sträubt, aus dem Käfig genommen zu werden, bewegt sich das Faultier so langsam, daß die Bewegungen fast alle für den beabsichtigten Zweck zu spät kommen. Wo ein Hund so schnell zuschnappt, daß die ganze Bewegung kaum zu sehen ist, beobachtet man, daß das Faultier den Kopf wendet, das Maul

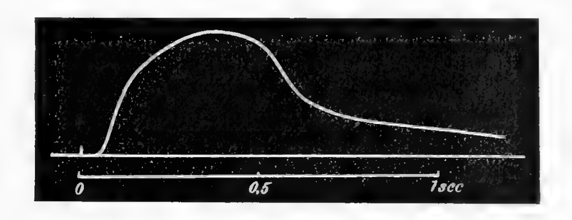


Fig. 11. Zuckungskurve von *Echidna* nach Chapman.

öffnet, und dann den Hals streckt, so daß der Wärter die bedrohte Hand in aller Ruhe in Sicherheit bringen kann (247). Es dürfte daher wohl anzunehmen sein, daß das Tier tatsächlich nicht zu schnellerer Bewegung fähig ist, und daß dies auf die besondere Beschaffenheit seines Muskelgewebes zurückzuführen ist, das sich demnach ungefähr wie glatte Muskulatur verhalten muß (Fig. 11).

Aehnliches ergeben Untersuchungen von Chapman (44) an den Muskeln von *Echidna hystrix.* Die Muskeln haben ein dunkel-blaurotes Aussehen, die Fasern haben ein dickeres Sarkolemm als die anderer Säugetiere. Am Extensor digitorum sublimis wurden in situ ohne Unterbrechung des Kreislaufes eine Reihe von Versuchen ausgeführt, bei denen sich zeigte, daß die Latenzzeit etwa dreimal so groß war als beim Kaninchenmuskel, und daß die ganze Zuckung eine volle Sekunde in Anspruch nahm (Fig. 11).

Die absolute Kraft ist offenbar gering, da der 75 mm lange Muskel, der 30 qmm Querschnitt hatte, sich schon bei 200 g Belastung nur um 0,9 mm verkürzte. Wenn man annimmt, daß bei weiteren 100 g Belastung die Verkürzung unmerklich geworden wäre, so würde daraus eine absolute Kraft von nur 1 kg zu berechnen sein.

Auffällig ist der große Verkürzungsrückstand, der den Eindruck macht, als handle es sich bei der Zuckung um zwei ganz getrennte Arten von Kontraktion.

b) Glatte Muskeln.

Zwischen den glatten Muskeln der Warmblüter und Kaltblüter bestehen jedenfalls erhebliche Unterschiede. Sertoli (246) hat am Retractor penis des Hundes Beobachtungen gemacht, die von P. Schultz (241) bestätigt worden sind und Lewandowsky (146) hat an der Membrana nictitans den Kontraktionsverlauf des glatten Säugetiermuskels nach Reizung des Nerven untersucht. Er findet erheblich schnelleren Verlauf der Zuckung als beim Froschmagen. Dem entsprechen die Angaben von Capparelli (37), der die Latenzzeit an der Harnblase von Hunden und Kaninchen, und am Froschmagen verglichen hat. Er findet durchschnittlich:

Hundeblase:	Kaninchenblase:	Froschmagen:
0,4 Sek.	0,5 Sek.	0,69 Sek.

Einen besonderen Unterschied in der Reizbarkeit glatter Warmblütermuskulatur hat Floël (74) am Darm verschiedener Tiere gefunden. Die Zusammenziehung des Darmes nimmt bei örtlicher chemischer Reizung mit Kalium- und Natriumsalzen verschiedene Form an, indem bei Reizung mit Natriumsalz eine das ganze Darmrohr abschnürende Zusammenziehung oberhalb der Reizstelle entsteht, während Kaliumsalz nur eine örtlich beschränkte Kontraktion hervorruft. Dies ist das Verhalten des Darmes von Kaninchen, während der Darm des Hundes keinen so deutlich ausgesprochenen Unterschied erkennen läßt.

Bottazzi (23) hat die glatte Muskulatur am Oesophagus des Huhnes untersucht, deren Eigenschaften sich nicht wesentlich von glatten Muskeln anderer Warmblüter unterscheiden.

2. Vögel.

Die Vogelmuskeln sind wegen der Flugleistung besonders interessant, aber der Untersuchung stehen erhebliche anatomische und physiologische Schwierigkeiten im Wege, weil erstens gerade die Flugmuskeln schwer zu isolieren, zu fixieren und mit Schreibapparaten in Verbindung zu bringen sind, und zweitens die leichte Gerinnbarkeit des Blutes und das schnelle Absterben der Vögel die Versuche erschwert.

Gildemeister (89, 90) hat deshalb nicht die Flugmuskeln, sondern den Extensor metacarpi ulnaris, der ebenfalls bei der Flugbewegung tätig ist, als ein leichter zugängliches Objekt untersucht und nimmt an, daß sich die Ergebnisse auf die Brustmuskulatur übertragen lassen. Er hat festgestellt, daß dieser Muskel bei 8 Zuckungen in der Sekunde 80 Minuten lang ein Gewicht von 148 g zu heben vermag, und schließt daraus auf die sehr hohe Leistungsfähigkeit der Vogelmuskulatur.

Schwartzkopff (244) behandelt die Frage, ob die Vogelmuskeln besonders schnell wiederholter Zuckung fähig sind, und kommt zu dem Ergebnis, daß in dieser Beziehung zwischen den Flugmuskeln und anderen Muskeln kein Unterschied bestehe, ebensowenig zwischen blassen und rothen Muskeln, worin ein Widerspruch gegen Kronecker

und Stirling (131) liegt. Er findet, daß bei 70 Reizen in der Sekunde die Muskeln der Taube in glatten Tetanus verfallen. Marey (160) war zu demselben Ergebnis gekommen, Richet (219) nimmt eine höhere Zahl, 100, an.

Da die Zahlen von Schwartzkopff in den verschiedenen Versuchen zwischen 68 und 124 schwanken, sind alle diese Angaben vereinbar.

3. Reptilien.

Unter den Reptilien ist vorzugsweise die Schildkröte zu vergleichenden Versuchen über die Muskeltätigkeit benutzt worden.

Rollett (225) findet, daß die Muskeln der Schildkröte in bezug auf die zeitlichen Verhältnisse denen der Kröte nahestehen.

Sergi (245) hat periodische willkürliche Bewegungen beobachtet, die indessen vom Nervensystem, nicht vom Muskel selbst, herrühren.

Eine bemerkenswerte Beobachtung gibt in neuester Zeit Piper (197) an. Indem er mit dem Saitengalvanometer den Rhythmus der Innervationen beim willkürlichen Tetanus aufzeichnet, findet er, daß dieser Rhythmus in hohem Grade von der Temperatur abhängt, und für den Schildkrötenmuskel bei Warmblütertemperatur mit dem der Warmblütermuskeln, nämlich etwa 50 in der Sekunde, übereinstimmt. Dies deutet darauf, daß der Rhythmus etwas allen Nervmuskelsystemen Gemeinsames sein und nur durch die Temperaturverschiedenheiten bei Kaltblütern verschieden erscheinen könnte. Der willkürliche Tetanus ließ sich am Retractor des Kopfes leicht durch Ziehen am Kopfe hervorrufen.

4. Amphibien.

Die Skelettmuskeln des Frosches sind von jeher der Gegenstand gewesen, an dem die allgemeinen Eigenschaften des Muskelgewebes untersucht wurden. Wenn in der Physiologie vom Muskel schlechthin die Rede ist, so bezieht sich die Angabe auf den Froschmuskel, insbesondere auf den Gastrocnemius des Frosches. Unter der Zuckungskurve des Muskels schlechthin ist daher die Kurve der Zuckung des Froschgastrocnemius zu verstehen.

In Wirklichkeit ist die Skelettmuskulatur des Frosches aber durchaus nicht so gleichartig, daß man ein einziges Beispiel als maßgebend für die Eigenschaften der gesamten Muskulatur überhaupt hinstellen dürfte. Im Gegenteil hat jeder einzelne Muskel seine eigenen Eigentümlichkeiten, die wahrscheinlich zu seiner Funktion in Beziehung stehen, und die ihn von den anderen Muskeln unterscheiden. In manchen Fällen weicht der Zuckungsverlauf eines Muskels von dem eines anderen so stark ab, daß die zufälligen Verschiedenheiten der Versuchsbedingungen, die auf den Verlauf der Zuckungskurve Einfluß haben, neben diesem Hauptunterschiede, der in der Art des betreffenden Muskels begründet ist, verschwinden. Man braucht also gar nicht einmal sehr genau darauf zu achten, daß die Temperatur, der Ermüdungszustand, die Reizstärke bei verschiedenen Froschmuskeln, deren Kurve verglichen werden soll, absolut dieselben seien, um doch regelmäßige Verschiedenheiten im Ablauf der Zuckungskurven der verschiedenen Muskeln zu erhalten. Diese Unterschiede der Zuckungs-

kurven können also geradezu als Kennzeichen der betreffenden Muskeln gelten (Cash, 42).

Wird die Zuckungskurve des Gastrocnemius als Normalkurve und Ausgangspunkt für die Vergleichung gewählt, so stellt sich heraus, daß die Kurve vom Triceps cruris und vom Semimembranosus kürzer ist als die des Gastrocnemius, die des Rectus abdominis dagegen merklich länger. Ferner ist die Höhe der Kurve bei den verschiedenen Muskeln um so geringer, je langsamer der Zuckungsverlauf. Die Zuckungshöhe wird für die Unterscheidung am besten nach dem Vergleich mit der maximalen tetanischen Verkürzung bemessen. Der Triceps cruris erreicht schon bei Einzelzuckungen fast diese maximale Höhe, während beim Rectus abdominis die Einzelzuckung kaum den fünften Teil der Maximalverkürzung ausmacht (Basler, 6).

Bei Versuchen über Ermüdung der Muskeln hat F. S. Lee (142) wesentliche Unterschiede zwischen den verschiedenen Arten Kaltblüter- und den Warmblütermuskeln gefunden. Die Veränderung der Zuckungskurve bei Ermüdung besteht bekanntlich in Abnahme der Höhe und Zunahme der Dauer der Zuckung. In dieser Beziehung gibt Lee folgende Unterschiede an:

Muskelart:	Froschmuskel	Krötenmuskel	Weißer Muskel von der Katze
Verlängerung des Anstieges der Zuckungskurve	gering	bedeutend	nicht vorhanden
Verlängerung des Abstieges der Zuckungskurve	bedeutend	„	„ „

Nach Gregor (92) ist der M. dorsalis scapulae von Frosch und Kröte träge im Vergleich zum Triceps brachii. Bei Vergiftung mit Veratrin oder Glycerin ist der Dorsalis scapulae durch geringere Mengen zur Kontraktur zu bringen als der Triceps.

Rollett (225) und Oswald (186) bestätigen in mannigfachen Versuchen das verschiedene Verhalten von Beugern und Streckern am Beine des Frosches.

In dieses Gebiet gehört auch die Beobachtung, daß bei Winterfröschen und Kröten die Flexoren der Beine vor den Extensoren starr werden (178). F. Bonhöffer (20) findet, daß bei Frosch und Kröte die flinken Muskeln dickfaserig, die trägen dünnfaserig sind, und daß unter gleichen Bedingungen die flinkeren Froschmuskeln schneller erstarren als die trägeren Krötenmuskeln.

Keith Lucas (153) behauptet nach Versuchen am dorsalen Hautmuskel des Frosches, daß die Muskelfasern der Amphibien dieselbe Eigenschaft haben wie der Herzmuskel, entweder eine vollkommene oder gar keine Kontraktion zu geben. Die Abstufung der Kontraktion mit wechselnder Reizstärke beruhe einfach darauf, daß bei schwächeren Reizen nicht alle Fasern in Erregung versetzt würden.

Ebenso wie die Froschmuskeln von jeher als Versuchsgegenstand für die Muskeln im allgemeinen gegolten haben, ist die Vergleichung zwischen Muskeln verschiedener Tiere am öftesten durch Versuche an Frosch und Kröte durchgeführt worden.

Es ist hier insbesondere von Feuerstein (63) eine eingehende Untersuchung über die absolute Kraft des Muskels in verschiedenen

Spannungszuständen ausgeführt worden, die sehr große Unterschiede zwischen Frosch und Kröte zeigt.

Der Wadenmuskel des Frosches zeigt schon bei viel geringerer Spannung eine bedeutend größere Kraft als der der Kröte.

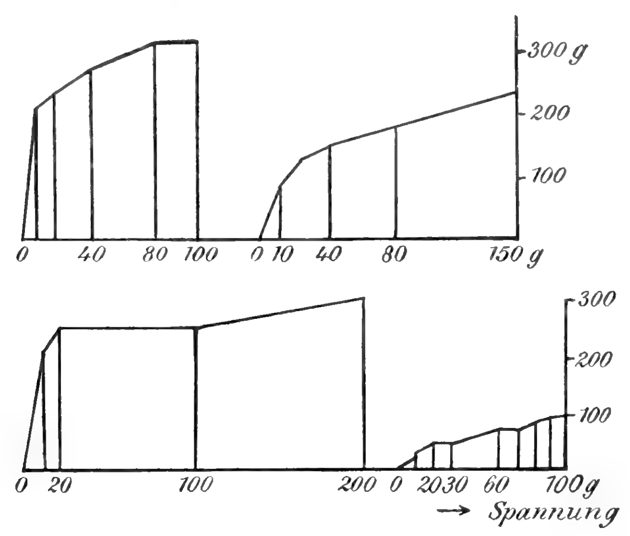


Fig. 12. Kurven der Kontraktionskraft des Gastrocnemius (oben) und des Rectus abdominis (unten) vom Frosch (links) und der Kröte (rechts) bei zunehmenden Graden von Spannung des Muskels, nach Feuerstein.

Auch Rollett (225) vergleicht den Gastrocnemius der Kröte und des Frosches in bezug auf die Reizfrequenz, die erforderlich ist, um eine glatte Tetanuskurve zu erlangen, und findet für die Kröte 13,16, für den Frosch 19,04 Reize in der Sekunde.

Ishihara (124) untersuchte die Zuckungshöhe bei Reizsummation und fand, daß sie für den Krötenmuskel geringer ausfiel, als für den Froschmuskel.

5. Fische.

Von den Fischen gibt Owen (187) an, daß ihre Muskulatur gröber gebaut sei als die der übrigen Wirbeltiere, am gröbsten bei *Raja*. Diese Angabe stammt von Bowman, der Durchschnittszahlen für die Faserdicke bei Fischen, Reptilien, Vögeln und Säugetieren gibt, nach denen die Vögel etwa $^1/_2$ mal so dicke Fasern haben wie die Säugetiere, die Reptilien etwas dickere, die Fische etwa 2mal so dicke als die Säugetiere. Für die mechanischen Eigenschaften des Muskels ist damit nichts gesagt.

An den Muskeln der Fische sind zwei eigentümliche Erscheinungen mit Vorliebe untersucht worden, nämlich die sogenannte Karpfenzunge und der Darm der Schleie. In beiden Fällen handelt es sich um Organe, in denen gestreifte und glatte Muskulatur vereinigt ist. Dadurch wird beim Gaumenorgan nach Webers (281) Untersuchung der Umstand erklärt, daß der auf Reizung entstehende Wulst erst ganz allmählich wieder verschwindet. Beim Schleiendarm

scheint die Tätigkeit der gestreiften Muskelwände von der glatten völlig getrennt zu sein. Bei künstlicher Reizung nimmt man eine Zuckung wahr, während sonst unter keinen Umständen jemals eine spontane schnelle Kontraktion des Darmes beobachtet worden ist (19, 156). Dagegen sieht man häufig das gewöhnliche Bild peristaltischer Bewegung der glatten Muskelwände. Langendorff (138) hat an Kurven gezeigt, daß bei künstlicher Reizung beide Muskelwände gleichzeitig zur Kontraktion gebracht werden können, wobei eine hohe Anfangszacke die Tätigkeit der gestreiften, eine langsam verlaufende Dekreszente die der glatten anzeigt.

Als besonders interessant vom Standpunkte der allgemeinen Muskelphysiologie hat sich die Flossenmuskulatur des Seepferdchens (*Hippocampus*) erwiesen. Rollett (222) hat in einer besonderen histologischen Untersuchung festgestellt, daß das innere und äußere Sarkoplasma sich auf dem Querschnitt der Muskelfasern deutlich getrennt zeigt. Engelmann betonte im Gespräch die Bedeutung dieses Umstandes für die Theorie der Muskelkontraktion, und wies darauf hin, daß hier der Uebertritt der Nervenfaser in die Muskelfaser die Beziehung der beiden Plasmaarten zum Erregungsvorgang würde erkennen lassen.

B. Wirbellose.

Ueber die Untersuchung der Muskeln der Wirbellosen gibt Bethe (10) im Handbuch der physiologischen Methodik von Tigerstedt eine Uebersicht. Obschon in dieser diejenigen Arbeiten berücksichtigt sind, die sich auch auf das Nervensystem und dessen Funktionen beziehen, ist das Verzeichnis keineswegs reich. In den meisten Fällen spricht der Verf. ausdrücklich aus, daß ein reines, von nervösem Einfluß freies Muskelpräparat nicht gewonnen werden kann.

Zur Orientierung in der Anatomie empfiehlt Bethe die Lehrbücher von Vogt und Yung (279), Lang (137), wo auch die zoologische Spezialliteratur angegeben ist, Vayssière (268) und die „Klassen und Ordnungen des Tierreichs" von Bronn. Ferner gibt er selbst eine Zusammenstellung der Literatur, die indessen die Untersuchungsmethodik anderer Gebiete mitbetrifft. Einen besonderen Leitfaden der Methodik hat Uexküll (264) verfaßt.

1. Tunicata.

An *Ciona intestinalis* hat Fröhlich (82) die Erregbarkeit der Muskulatur nach Zerstörung des Zentralganglions untersucht, und sehr große Unterschiede gegenüber dem Verhalten bei unverletztem Nervensystem gefunden. Auf geringfügigen Reiz kontrahiert sich nämlich die gesamte Ringmuskulatur des Tieres, während normalerweise die Kontraktion auf die Reizstelle beschränkt bleibt. An den Siphonen zeigt sich eine Herabminderung des Muskeltonus und Verschwinden der normalerweise vorhandenen Reflexe.

2. Mollusken.

a) Cephalopoden.

Die Anatomie der Cephalopoden ist bei Vogt und Yung (279) und Vayssière (268) behandelt. Die physiologischen Untersuchungen

beziehen sich vorwiegend auf das Nervensystem, doch finden sich bei UEXKÜLL (256) auch Angaben zur Muskelphysiologie. Die Muskulatur besteht ausschließlich aus glatten Muskelfasern, die durch marklose Nerven von den Ganglien aus innerviert werden. Der Mantelmuskel ist so stark, daß „ein Stück von 2 cm Länge und $^3/_4$ cm Breite 30 g trägt, ohne über die Norm gedehnt zu werden“. Obschon es sich um glatte Muskeln handelt, müssen die Muskeln von Eledone doch physiologisch von der glatten Muskulatur etwa des Froschmagens durchaus verschieden sein, denn UEXKÜLL gibt an, die Dauer einer Maximalkontraktion übersteige 1 Sekunde, was auf viel schnelleren Ablauf deutet, als sonst glatten Muskeln eigen ist. Verkürzungsrückstand trat nicht auf, eher das Gegenteil. Uebrigens bemerkt UEXKÜLL, daß die Kiefermuskeln gestreifter Muskulatur sehr nahe kämen.

MARCEAU (158) gibt ebenfalls an, daß die Muskelfasern der Cephalopoden aus Protoplasmazylindern bestünden, um die die Fibrillen in spiraliger Windung gelagert seien. Solche Fasern seien imstande, sich schneller als quergestreifte Muskelfasern zu kontrahieren (140).

b) Gastropoden und Lamellibranchier.

Die Anatomie ist nach BETHE (10) bei GUIART (94) und STRAUB (253), sowie bei BETHE (9) behandelt. Zahlreiche Untersucher haben sich mit der Bewegungsphysiologie der Gastropodenmuskeln befaßt, doch ist nach BETHE (10) ein reines Muskelpräparat nicht herzustellen, so daß alle Angaben sich auf die Tätigkeit der innervierten Muskulatur beziehen. v. BRÜCKE (30) hat am Kropf von *Aplysia* spontane rhythmische Bewegung beobachtet, und die Latenz der Ringmuskeln bei Reizung zu etwa 2 Sekunden gemessen. Füllt man das Organ unter Druck, so nehmen Frequenz und Stärke der Kontraktionen zu, wie es auch vom Herzen bekannt ist. Dehnung wirkt als Reiz. Dies gilt vom ausgeschnittenen wie vom in situ belassenen Organ, aber in beiden Fällen dürften die intramuskulären Nervenelemente beteiligt sein (BETHE, 597, 10).

Die Muskulatur der Muscheln ist, wie oben (p. 29) angeführt, als Beispiel glatter Muskulatur wiederholt untersucht worden. So ist die Elastizität und die absolute Kraft des Schließmuskels von Bivalven festgestellt worden. Ueber dessen Struktur vergleiche man GALEAZZI (87). Außerdem ist die Bewegungsweise des „Fußes“ der Schnecken wiederholt beschrieben worden, zum Teil vom Standpunkt der speziellen Bewegungslehre, aber auch vom Standpunkt der vergleichenden Muskelphysiologie.

SIMROTH (249) war zu dem Schlusse gekommen, daß eine Extension an der Substanz des Fußes durch Muskeltätigkeit zustande komme. BIEDERMANN (12) beseitigt diese Vorstellung, indem er dem Flüssigkeitsdruck in Gefäßen und Gewebe die expansive Tätigkeit zuweist. Aehnliche Anschauungen spricht CARLSON (39) aus. FLEISCHMANN (72) spricht sogar von einem Flüssigkeitsbehälter im Mantel, aus dem die Flüssigkeit in den Fuß getrieben wird. JORDAN (121) gibt eine ausführliche Besprechung der Lokomotionsorgane von *Aplysia*, und berichtet über Versuche, die den Einfluß des Nervensystems auf die Lokomotion betreffen. Gestützt auf diese Versuche, erklärt er die Bewegung aus reinen Tonusänderungen der einzelnen Teile der Muskulatur.

Pawlow (191) geht näher auf die muskelphysiologische Frage ein, ob eine aktive Verlängerung der Muskeln beim Oeffnen der Muskelschale angenommen werden muß, kommt aber zu dem Ergebnis, daß diese Annahme als unbewiesene Hypothese zu verwerfen sei. Allerdings führen ihn seine Versuche zu dem Schluß, daß der Vorgang der Erschlaffung nicht bloß eine Verminderung des Kontraktionszustandes sei, sondern ein Prozeß besonderer Art. Marceau (159) unterscheidet zwei verschiedene Faserarten, denen die statische Arbeit beim Dauerschluß und die kinetische beim Schließen und Oeffnen zufallen soll. Nach Jhering (120) spielt der ligamentöse Apparat bei diesen Bewegungen eine wesentliche Rolle.

K. Schönlein (237) hat an Schneckenmuskeln beobachtet, daß Erwärmung sie vollkommen erschlaffen macht, und überhaupt die Fähigkeiten andauernder Verkürzung aufhebt.

Pompilian (101) hat an den Muskeln des Augenstieles der Schnecke die Dauer der Latenzzeit und der Kontraktion gemessen. Die Latenzzeit ist von der Reizstärke abhängig, und beträgt 0,09 bis 0,04 Sekunden. Die Zuckung dauert durchschnittlich 1 Minute. Bei den Muskeln des Fußes ist die Latenz 0,06 — 0,21 Sekunden, die Zuckungsdauer kann bis zu 15 Minuten währen.

Bethe (10) bemerkt, daß vergleichende Versuche über verschiedene Arten von Muschelmuskeln nicht vorliegen. Die Bestimmungen, die Coutance (49) am Schließmuskel verschiedener Muscheln vorgenommen hat, lassen auch keinen genauen Vergleich zu.

3. Arthropoden.

a) Insekten.

Die Insektenmuskeln sind nach verschiedenen Richtungen vielfach untersucht und mit anderen Muskelarten verglichen worden.

Die anatomischen Verhältnisse sind in den betreffenden physiologischen Schriften meist mitbesprochen. Genaue Beschreibungen liegen insbesondere von den Flugmuskeln der Libellen und Käfer vor (200). Trinchese (255) hat die Muskeln einer Spinnenart beschrieben.

Das Vorkommen glatter Muskeln bei Insekten erwähnt Hagen (96). Vosseler (280) hat eine Monographie über den Bau der glatten unvollkommen gestreiften Muskeln der Arthropoden verfaßt. Er kommt zu dem Ergebnis, daß sich die Muskeln der inneren Organe von den Skelettmuskeln bei den Arthropoden in demselbe Grade unterschieden, wie etwa bei den Säugetieren.

Der histologische Befund bei kontrahierten und ruhenden Muskeln ist gerade am Insektenmuskel vorwiegend untersucht worden, Hürthles (115) Arbeiten, bei denen vorwiegend frisches Material benutzt wurde, haben gegenüber den älteren, am fixierten Material gewonnenen Anschauungen zu einer Vereinfachung geführt, widersprechen aber geradezu der Auffassung, wie sie Engelmann (59) seiner Theorie zugrunde legte. Die anisotrope Schicht wird nach Hürthle in der Kontraktion nicht dicker.

Schönlein (238) hat Insektenmuskeln darauf untersucht, ob sie, wie Richet für Krebsmuskeln gefunden hatte, bei tetanischer Reizung rhythmische Kontraktionen geben, und beobachtete, daß im

äußersten Fall die Beinmuskeln von *Dytiscus* bei 1500 Reizen in der Sekunde eine Wellenlinie mit 30—32 Wellen in der Sekunde verzeichneten. Dies führt er als die Grenze für die Frequenz von Einzelzuckungen des Insektenmuskels an. An den Muskeln des *Hydrophilus* fand derselbe Beobachter rhythmisch unterbrochene tetanische Kontraktion, ähnlich der den Krebsscherenmuskeln. Es wird besonders bemerkt, daß dies nur bei *Hydrophilus*, nicht an den Muskeln von *Dytiscus* vorkommt.

Bei der Angabe SCHÖNLEINS über die Maximalfrequenz von Käfermuskeln ist offenbar die Flügelmuskulatur ausgenommen, denn nach MAREY machen die Flügel der großen Stubenfliege 240, der kleinen 330, der Biene 190, der Wespe 110 Schläge in der Sekunde (160).

Bei ROLLETT (224) finden sich Angaben über die Zuckungsdauer von Insektenmuskeln, und über die Reizfrequenz, die erforderlich ist, Tetanus zu erzeugen.

Am Oberschenkelmuskel wurde unter anderem gefunden bei

	Latenz	Zuckungsdauer
Dytiscus	0,017	0,112
Hydrophilus	0,047	0,350
Melolonthi	0,075	0,527

woraus hervorgeht, daß sehr große Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Muskeln der Insekten bestehen.

Von Untersuchungen über die Kraft des Insektenmuskels sind aus älterer Zeit die von PLATEAU (199) zu erwähnen, die indessen keine genaue Messung, sondern nur eine Veranschaulichung der Tatsache gewähren, daß die Insekten überraschender Kraftleistungen fähig sind. PLATEAU hat festgestellt, das wievielfache ihres Gewichtes Insekten, die sich auf einer eigens hergerichteten rauhen Laufbahn bewegten, emporzuziehen vermochten. PLATEAU kommt zu dem Schluß, daß die Muskelkraft der Insekten in umgekehrtem Verhältnis zu ihrem Körpergewichte stehe, d. h., daß die kleinsten die relativ stärksten seien.

Dieser Schluß war nach den im vorliegenden Buch fortwährend angewendeten Satz über das Verhältnis von Masse und Oberfläche bei geometrisch ähnlichen Körpern vorauszusehen. Der Vergleich zwischen kleineren und größeren Insekten muß zu diesem Ergebnis führen, wenn die größeren nicht etwa Muskeln von höherer absoluter Kraft haben. Noch viel weniger ist es zulässig, die Zugkraft eines Insektes mit der eines Pferdes zu vergleichen, und beide Male die Last durch das Gewicht des Zugtieres zu messen. Auf diese Weise läßt sich kein Maß der eigentlichen Muskelkraft gewinnen, schon weil die Hebelverhältnisse der Insektenbeine, sowie die Sechszahl im Vergleich zur Vierzahl bei Wirbeltieren die Vergleichung stört.

CAMERANO (34—36) hat denn auch PLATEAUS Versuche einer berechtigten Kritik in dem angedeuteten Sinne unterzogen, und hat selbst an 14 verschiedenen Insektenarten, die 7 Familien angehörten, die absolute Kraft der Kaumuskeln bestimmt. Die Mittelzahlen für jede Art schwanken zwischen 3,6 und 6,9 kg. Das Maximum erreichte *Lucanus cervus* mit 6,915, wonach, PLATEAUS Anschauung gerade entgegengesetzt, die Kraft der größten untersuchten Art am größten gefunden ist. Auffällig ist CAMERANOS Angabe, daß die Muskeln der

rechten Körperseite die der linken an Kraft übertreffen, während für die Krebsschere das Umgekehrte gelten soll.

b) Crustaceen.

Die anatomischen Verhältnisse sind nach Bethe (10) außer in den angeführten allgemeinen Werken (26, 279) bei Huxley (116) beschrieben, die histologischen bei Fredericq und Vandevelde (77) und in einer neueren Arbeit von Mangold (157), die zwar die Nervenendigungen betrifft, aber auch die histologischen Verhältnisse der Muskeln angeht.

Das Vorkommen glatter und unvollkommen gestreifter Muskulatur ist von Vosseler (280) ausführlich bearbeitet.

Richet (215) gibt an, daß die Schwanzmuskulatur des Krebses eine besonders kurze Zuckungsdauer habe, und erst bei 80—100 Reizen in der Sekunde in Tetanus verfalle. Dagegen sei die Zuckung des Scherenschließers äußerst träge, und zeige Tetanus schon bei 2—4 Reizen in der Sekunde. Die Latenz nimmt mit abnehmender Reizstärke zu. Während die Schwanzmuskeln schnell ermüden, ermüdet der Scherenschließer nicht, wenigstens nicht für tetanischen Reiz. Auf sehr starke Induktionsschläge reagiert der Muskel mit minutenlanger Dauerkontraktion.

Ferner hat Richet (217, 218) für den Scherenmuskel gefunden, daß sich unterschwellige Reize zu wirksamem Reiz summieren, und daß gleichförmige tetanische Reizung rhythmisch Kontraktionen hervorrufen kann.

Fredericq und Vandevelde (77) haben die Muskulatur des Hummers physiologisch untersucht, und finden die Zuckungsdauer merklich größer wie beim Frosch.

In Richets Untersuchungen ist ferner ein Punkt besonders zu erwähnen, der zu einer großen Reihe von Nachuntersuchungen geführt hat. Ebenso wie kurz darauf Luchsinger (152), fand nämlich Richet (215, 216), daß auf schwachen Reiz die Krebsschere sich öffne, während sie sich auf starken Reiz schließt. Fick (67) wies darauf hin, daß dies möglicherweise rein mechanisch bedingt sei. Dagegen fand Biedermann bei genauerer Untersuchung, daß es sich um einen eigenartigen Vorgang handele, da bei der Oeffnung nicht nur der Oeffner erregt, sondern zugleich der Schließer gehemmt werde, und umgekehrt (13). Zu demselben Ergebnis kam Piotrowski (198), der den Mechanismus dieser Einrichtung durch die Angabe erklärt, daß der Oeffner bei schwachen Strömen Kontraktion, bei starken Hemmung zeigt, der Schließer umgekehrt. „Die Strecke der Zusammenziehung eines Muskels deckt sich mit der Strecke der Hemmung des antagonistischen“ (198). Der Erfolg des Versuches soll bei direkter und bei indirekter Reizung gleich sein (125). Fröhlich (81) endlich ist der Erscheinung noch weiter nachgegangen, und hat gefunden, daß die verschiedene Wirkung der starken und schwachen Ströme darauf zurückgeführt werden kann, daß die Erregbarkeit des Muskels sich ändert. Sitz der Aenderung ist das Nervenendorgan. Der Schließer ist für schwache Reize leicht ermüdbar, weil sein Refraktärstadium für schwache Reize lang, für starke kurz ist. Diese Erklärung würde die Annahme einer Doppelinnervation durch besondere erregende und hemmende Fasern überflüssig machen, doch sind von Biedermann (13)

und insbesondere von MANGOLD (157) zwei Arten paarweise nebeneinander laufender Nervenfasern gefunden worden. MANGOLD gibt auch an, daß bei vitaler Methylenblaufärbung der Oeffnungsmuskel sich färbe, der Schließmuskel nicht.

MOULINIER (173) untersucht das Verhalten des Scherenschließers gegen Ströme von verschiedener Frequenz und Richtung, und zeigt, daß die Zuckungshöhe unter gewissen Bedingungen für aufsteigende Ströme größer ist, als für absteigende. Eine Beziehung zur Funktion wird in dieser Arbeit nicht aufgestellt.

Untersuchungen über die absolute Kraft der Kontraktion hat CAMERANO (34, 36) an den Scherenschließmuskeln von *Carcinus, Eriphia, Telphusa, Astacus* mit allen Vorsichtsmaßregeln angestellt. Er fand, daß der Wert zwischen 1,9 und 3,2 kg schwankte, und zog aus der Gesamtheit seiner Versuche als Mittelzahl 1,85 kg aus. PLATEAU (199) hat nach CAMERANO zu niedrige Werte erhalten, weil er nicht Sorgfalt genug darauf verwendet hat, die Versuchstiere unter günstigen Atmungsbedingungen zu halten. Demnach scheint es, als seien die Muskeln der Crustaceen beträchtlich schwächer als die von Wirbeltieren.

4. Vermes.

Die Einzelheiten der anatomischen Präparation bei Würmern sind von BETHE (10) in TIGERSTEDTS Handbuch, und von UEXKÜLL (258) angegeben.

Untersucht ist vor allem *Sipunculus nudus*, dessen Retraktormuskel sowohl als Nervmuskelpräparat wie auch als bloßes Muskelpräparat hergerichtet werden kann. UEXKÜLL (258) gibt an, daß die Muskeln gegen Induktionsströme erregbarer sind als die Muskelnerven, und auch absolut erregbarer als gewöhnliche quergestreifte Muskulatur. Die Reizung bleibt auf die gereizte Stelle beschränkt. Die Erregung durch konstanten Strom geht nicht bloß von der Kathode aus, sondern nach UEXKÜLL wird die ganze intrapolare Strecke gleichzeitig tätig. Wenn schon tonische Kontraktion besteht, so bilden sich an der Anode zwei Kontraktionswülste. An der Anode tritt bei schon vorhandener Kontraktion Erschlaffung ein.

An der isometrisch aufgenommenen Kurve fand UEXKÜLL eine maximale Zugkraft von 20 g, und zwar war die Kontraktion stärker bei direkter Reizung als bei indirekter.

Die isotonische Kurve steigt langsamer an als die isometrische, ihr Gipfel fällt später, und der absteigende Ast ist viel länger und flacher. UEXKÜLL (258) spricht von der Möglichkeit der Verschiebung von Fasern gegeneinander, so daß bei der Kontraktion Fasern nebeneinander gelagert werden, die in der Erschlaffung hintereinander liegen, führt aber keine histologische Nachprüfung dieser Vermutung auf (vgl. hierzu oben p. 28, Fig. 5). Endlich hat UEXKÜLL die Latenz bei mechanischer Reizung des Gehirns zu $^1/_{24}$ Sekunde bestimmt.

In einer späteren Arbeit kommt UEXKÜLL (262) wieder auf die Eigenschaften desselben Muskels zurück, und betont, daß die Erregung nicht von einer Faser auf die andere übergehe, und sich ebensowenig den Nerven mitteile. Er geht dann zur Entwicklung einer Lehre vom Tonus über, die, obwohl zum Teil auf den Beobachtungen an *Sipunculus* beruhend, die allgemeinen Eigenschaften des Muskelgewebes betrifft.

An *Hirudineen* hat Fürst (83) das Verhalten der Längs- und Ringmuskulatur gegen Reizung mit dem konstanten Strom untersucht. Er fand an der Anode Hemmung bestehender Kontraktion, in der Umgebung dagegen die beiden, soeben für den Retraktor des *Sipunculus* erwähnten Kontraktionswülste. An der Kathode trat örtliche Erregung ein, die sich nicht ausbreitete. Beide Faserrichtungen verhielten sich gleichartig.

Dieselben Befunde erhielt Fürst bei der Untersuchung des Hautmuskelschlauches vom Regenwurm, und Biedermann (12) (Taf. 46, 396) an *Arenicola*. An der Längsmuskulatur des Hautmuskelschlauches vom Regenwurm hat Straub (253) Beobachtungen gemacht, die ihn zu der Hypothese führen, daß diese Muskulatur aus zwei verschiedenen Substanzen bestehe, von denen die eine sich schnell, die andere langsam zusammenzieht. An der Zuckungskurve eines und desselben Präparates ist eine schnelle Zuckung zu erkennen, deren Dauer etwa 0,1 Sek. beträgt, und eine langsame, die erst nach mehreren Sekunden beendet ist.

5. Echinodermen.

Von Holothurien hat Biedermann (12) *Holothuria Poli* und ferner auch *Synapta* auf die Muskelerregbarkeit geprüft, und die gleichen Eigenschaften festgestellt, wie sie oben für die Muskeln der Würmer angegeben sind. Auch V. Henri (106) hat für *Stichopus* die örtliche Beschränkung der Muskelbewegung festgestellt. An den Kaumuskeln von *Echinus esculentus* beobachtete er, daß unipolare anodische Reizung die stärkste Wirkung hervorbrachte, die sich bis zur Zerreißung des Muskels steigerte. Biedermann sieht hierin trotz des anscheinenden Gegensatzes eine Analogie zum Verhalten der Würmermuskeln, indem er die Zerreißung auf die örtliche Erschlaffung an der Anode zurückführt.

Uexküll (257, 259, 260, 261) hat ferner die Muskulatur des Seeigels aufs eingehendste untersucht, hat aber dabei so eigenartige mechanische Verhältnisse gefunden, daß er zu deren Erklärung ganz besondere Theorien über die Wirkungsweise der Muskeln aufgestellt hat, auf die an dieser Stelle nicht eingegangen werden kann.

Auch an Schlangensternen hat Uexküll (263) Beobachtungen gemacht, die denen an der Muskulatur von *Sipunculus* entsprechende Ergebnisse hatten, daß nämlich die Reizung nur örtlich wirkt. Im übrigen beschäftigen sich die Untersucher vorwiegend mit den Eigenschaften des Nervensystems.

6. Medusen.

Schon ältere Untersuchungen (27) zeigen, daß die Muskulatur der Medusen sehr energischer Tätigkeit fähig ist. Die zahlreichen Beobachtungen über die Bewegungsweise (vgl. Lit. bei Maas, 154) betreffen aber nach Bethe (10) sämtlich die Leistung des Nervennetzes, nicht die der Muskelfasern. Indessen gibt er selbst an, daß das Muskelsystem Verschiedenheiten aufweist, indem bei Carmariceen und *Rhizostoma* nur zirkuläre, bei *Cotylorhiza* auch radiäre Fasern vorhanden seien, und daß die Radiärmuskeln eine geringere Latenz haben.

7. Spongien.

Von Spongien ist nur zu erwähnen, daß Muskelfasern in ihnen nachgewiesen sind (148, 189).

8. Protozoen.

In vielen älteren Schriften (248) wird angenommen, daß auch in den niederen Organismen Muskelfasern vorkommen. In neuerer Zeit ist man hiervon zurückgekommen, und schreibt den Protozoen nur Protoplasmabewegung zu.

Literatur.

Allgemeine Physiologie der Bewegung.

1. **Almèn**, *Analyse des Fleisches einiger Fische. Nova Act. Soc. Scient. Ups. 1877; Malys Jahrb., Bd. 7, p. 307.*
2. **Ankermann**, *Einiges über die Bewegung und Entwicklung der Samenfäden des Frosches. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 8, p. 132. Vergl. auch Engelmann in Hermanns Handb. und Weiss in Nagels Handb.*
3. **Baglioni**, *Die Bedeutung des Harnstoffs bei den Selachiern. Ctbl. f. Physiol., Bd. 19 (1905), p. 385.*
4. **Bancroft, F. W.**, *Note on the galvonotropic reaction of the Medusa Polyorchis penicillata A. Agassiz. Univ. of California Publications, Vol. 2 (1904), No. 4, p. 43—46.*
5. **de Bary**, *Die Mycetozoen. 1864.*
6. **Basler**, *Ueber das verschiedene Verhalten des Sartorius und Gastrocnemius des Frosches bei Ermüdung. Pflügers Arch., Bd. 106 (1904), p. 141.*
7. **Becker**, *Ueber Flimmerepithelien etc. Moleschotts Untersuchungen, Bd. 2 (1857), p. 71.*
8. **Berthold**, *Studien über Protoplasmamechanik, Leipzig 1866.*
9. **Bethe**, *Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems, Leipzig 1903.*
10. — *Abschnitt über wirbellose Tiere in Tigerstedts Handbuch der physiologischen Methodik.*
11. **Biedermann**, *Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie. Wiener Sitzungsberichte, Abt. III, Bd. 92 (1888); Bd. 97 (1903).*
12. — *Zur Physiologie der glatten Muskeln. Pflügers Arch., Bd. 46 (1898), p. 398.*
13. — *Ueber die Innervation der Krebsschere. Wiener Sitzungsber., Abt. III, Bd. 93 (1886); Bd. 95 (1887); Bd. 96 (1887).*
14. **du Bois-Reymond, E.**, *Vorlesungen über die Physik des organischen Stoffwechsels, Berlin 1900, p. 170.*
15. — **R.**, *Die glatten Muskeln in Nagels Handbuch, Bd. 4 (1909), Lief. 2.*
16. — *Ueber die Beziehung zwischen Wandspannung und Binnendruck in elastischen Hohlorganen. Biolog. Ctbl., Bd. 26 (1906), p. 806.*
17. — *Spezielle Muskelphysiologie. Berlin 1903.*
18. — *Spezielle Muskelphysiologie in Ergebn. d. Physiol., Bd. 2 (1903) Lief. 2, u. Bd. 6 (1907), Lief. 2.*
19. — *Ueber gestreifte Darmmuskulatur, insbesondere der Schleie. Inaug.-Diss. Berlin, 1889.*
20. **Bonhöffer**, *Ueber einige physiologische Eigenschaften dünn- und dickfaseriger Muskeln bei Amphibien. Pflügers Arch., Bd. 47 (1890), p. 125.*
21. **Borelli**, *De motu animalium, Lugduni, 1710, p. 181.*
22. **Bottazzi**, *Zwei Beiträge zur Physiologie der glatten Muskeln. Pflügers Arch., Bd. 113 (1906), p. 136.*
23. — *Nuove ricerche sui muscoli lissi. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 9, p. 368.*
24. — *The oscillation of the auricular tonus in the batrachian heart with a theory on the function of muscular tonus. Journ. of Physiol., Vol. 21 (1897), p. 1; s. a. „Ueber die Wirkung des Veratrins etc.“ Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., Bd. 3 (1901), p. 377.*
25. — *und* **Capelli**, *Zur Chemie der glatten Muskeln. Ctbl. f. Physiol., Bd. 15 (1901), p. 5, 36.*
26. **Bronn**, *Klassen und Ordnungen des Tierreiches.*

27. ***v. Brücke, E.***, *Ueber die mikroskopischen Elemente, welche den Schirmmuskel der Medusa aurita bilden. Sitz.-ber. d. K. Akad. d. Wiss. zu Wien, Bd. 48, p. 156.*
28. — *Die Elementarorganismen. Wiener Sitz.-ber., 1862, p. 381.*
29. — *Ueber die Bewegung der Mimosa pudica. Müllers Arch., 1848, p. 434.*
30. — ***Th.***, *Zur Physiologie der Kropfmuskulatur von Aplysia depilans. Pflügers Arch., Bd. 108 (1905), p. 192.*
31. **Bütschli**, *Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten und verwandten Rhizopoden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 30 (1878), p. 205.*
32. — *Untersuchungen über mikroskopische Schäume usf., Leipzig 1892.*
33. — *Bemerkungen über Plasmaströmungen bei der Zellteilung. Arch. f. Entwicklungsmechanik, Bd. 10 (1900), p. 52.*
34. **Camerano**, *Recherches sur la force absolue des muscles des Crustacés décapodes. Arch. ital. de Biol., T. 17 (1892), p. 212*
35. — *Recherches sur la force absolue des muscles des insectes. Arch. ital. de Biol., T. 18, p. 149.*
36. — *Ricerche intorno alla forza assoluta dei muscoli degli invertebrati. Atti d. R. Acad. d. Sc. di Torino, Vol. 28 (1893).*
37. **Capparelli**, *Sur la physiologie du tissu musculaire lisse. Arch. ital. de Biol., T. 2 (1882), p. 291.*
38. **Carlson**, *The velocity of the nervous impulse in the Californian hagfish. American Journ. of Physiol., Vol. 10, p. 148; Vol. 15, p. 136.*
39. — *The physiology of locomotion in Gastropods. Biol. Bull., Vol. 8. (ref. in Ctbl. f. Physiol., Bd. 19 (1905), p. 369).*
40. **Carvallo** *und* **Weiss**, *Ueber den Widerstand der Muskeln gegen die Zerreißung im Zustande der Ruhe und Erregung. Pflügers Arch., Bd. 75 (1899), p. 591, und Compt. rend. de la Soc. de Biol., T. 53 (1899), p. 122.*
41. — — *La densité des muscles dans la série des vertébrés. Journ. de Physiol. et de Pathol. gén., T. 1 (1899), und Compt. rend. de la Soc. de Biol., T. 53.*
42. **Cash**, *Der Zuckungsverlauf als Merkmal der Muskelart. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1880, p. 147.*
43. **Chaine, J.**, *Localisations des muscles polygastriques. Compt. rend. Soc. de Biol., T. 57 (1904), p. 598; T. 58 (1905), p. 707.*
44. **Chapman**, *The physiological properties of Echidna hystrix. Journ. of Physiol., Vol. 22, p. 380.*
45. **Chittenden**, *Ueber das Glykogen und Glykokoll im Muskelgewebe von Pecten irradians. Ann. d. Chem. u. Pharm., Bd. 178, p. 266.*
46. — *On the chemical composition of the flesh of Hippoglossus americanus. Amer. Journ. of Science and Acts, Vol. 13, p. 123, und Malys Jahrb., Bd. 7 (1877), p. 310.*
47. **Chun**, *Das Nerven- und das Muskelsystem der Rippenquallen. Abh. d. Senckenberg. Gesellsch. d. Wiss., Bd. 11 (1878).*
48. — **Ciaccio**, *L'anatomie microscopique des muscles qui servent à mouvoir les ailes des insectes. Arch. ital. de Biol., T. 2 (1883), p. 131.*
49. **Coutance**, *De l'énergie et de la structure musculaire chez les mollusques, Paris 1878.*
50. **Cuenot**, *L'autotomie caudale chez quelques mammifères de la groupe des rongeurs. Compt. rend. de la Soc. de Biol. de Paris, T. 62 (1907), p. 174.*
51. **Cugieri**, *Note sur l'action de l'ether et du chloroforme sur les organes moteurs des plantes. Arch. de Biol., T. 1 (1882), p. 77.*
52. **Cyon**, *Myogen oder neurogen? Pflügers Arch., Bd. 88 (1901), p. 291. — Myogene Irrungen. Pflügers Arch., Bd. 113 (1906), p. 111.*
53. **Danilewski**, *Ueber die Pseudoirritabilität toter Substanzen. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1906, p. 413.*
54. **Davenport** *und* **Castle**, *On the acclimatisation of organisms to high temperature. Arch. f. Entwicklungsmechanik, Bd. 2 (1896), p. 227.*
55. **Deetjen**, *Teilungen von Leukocyten usf. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1906, p. 401.*
56. **Ducceschi**, *Una legge del movimento animale. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 2 (1903), p. 482.*
57. **Engelmann**, *Kapitel Protoplasmabewegung und Flimmerbewegung in Hermanns Handb. d. Physiol., Bd. 1 (1879).*
58. — *Ueber Reizung kontraktilen Protoplasmas durch plötzliche Beleuchtung. Pflügers Arch., Bd. 19 (1879), p. 1.*
59. — *Mikrometrische Untersuchungen an kontrahierten Muskelfasern. Pflügers Arch., Bd. 23 (1880), p. 580.*
60. — *Das Herz und seine Tätigkeit im Lichte neuerer Forschung, Leipzig 1904.*
61. — *Zur Physiologie der Ureter. Pflügers Arch., Bd. 2 (1869), p. 243.*

62. **Faure,** *Sur le pédoncule de quelques Vorticelles. Compt. rend. de l'Acad., T. 138 (1904), p. 994.*
63. **Feuerstein,** *Zur Lehre von der absoluten Muskelkraft. Pflügers Arch., Bd. 43 (1888), p. 47.*
64. **Fick, A.,** *Spezielle Bewegungslehre in Hermanns Handbuch, Bd. 1 (1879).*
65. — *Beiträge zur vergleichenden Physiologie der irritabelen Substanzen, Braunschweig 1863.*
66. — *Myographische Versuche am lebenden Menschen. Pflügers Arch., Bd. 41 (1887), p. 176, und Bd. 30 (1895), p. 578.*
67. — *Zur verschiedenen Erregbarkeit funktionell verschiedener Nervmuskelpräparate. Pflügers Arch., Bd. 30 (1883), p. 596.*
68. — **R.,** *Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke, Jena 1904.*
69. **Fischer, O.,** *Theoretische Grundlagen für eine Mechanik der lebenden Körper, Leipzig 1906.*
70. — *Beiträge zur Muskelstatik und Muskeldynamik. Abhandl. d. Sächs. Ges. d. Wiss., Math.-phys. Cl., Bd. 22 (1895), H. 2, u. Bd. 23 (1896/97), H. 4 u. 6.*
71. **Fischer, H.,** *Zur Physiologie der quergestreiften Muskeln der Säugetiere. Pflügers Arch., Bd. 125 (1908), p. 41.*
72. **Fleischmann,** *Die Bewegung des Fußes der Lamellibranchiaten. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 42 (1885), p. 367.*
73. **Flemming,** *Morphologie der Zelle usf. Merkel u. Bonnets Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 3 (1894), p. 55.*
74. **Floël,** *Die Wirkung der Kalium- und Natriumsalze auf die glatte Muskulatur verschiedener Wirbeltiere. Pflügers Arch., Bd. 35, p. 157.*
75. **Fredericq,** *Recherches sur la physiologie du poulpe commun. Arch. d. Zool. expér., T. 7, p. 582; Bull. Acad. R. Belge, T. 46, p. 58.*
76. — *L'autotomie. Arch. de Zool. expér., T. (2) 1 (1883), p. 413; Arch. d. Biol., T. 3; Pflügers Arch., Bd. 50, p. 600; Bull. Acad. R. Belge, 1893, p. 758, und Artikel: Autotomie in Richet, Dictionnaire de Physiologie.*
77. — *und* **Vandervelde,** *Physiologie des muscles et des nerfs du homard. Bull. de l'Acad. R. Belge, T. 47 (1879), No. 6.*
78. **Frenzel,** *Die Selbstverstümmelung oder Autotomie im Tierreich. Pflügers Arch., Bd. 50 (1891), p. 191.*
79. **v. Frey,** *Allgemeine Muskelphysiologie in Nagels Handb. d. Physiol., Bd. 4 (1909), Teil 2, 1.*
80. **Friedrich,** *Regeneration und Autotomie bei Spinnen. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 23, (1907), p. 643.*
81. **Fröhlich,** *Die Analyse der an der Krebsschere auftretenden Hemmungen. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 7 (1907), p. 393.*
82. — *Beitrag zur Frage der Bedeutung des Zentralganglions bei Ciona intestinalis. Pflügers Arch., Bd. 95 (1903), p. 609.*
83. **Fürst,** *Zur Physiologie der glatten Muskeln. Pflügers Arch., Bd. 46 (1890, p. 367.*
84. **v. Fürth,** *Ueber die Eiweißkörper usw. Ztschr. f. exper. Pathol., Bd. 36 (1895), p. 261; Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 31 (1900), p. 338.*
85. — *Chemie des Muskelgewebes in Oppenheimers Handb. d. Biochemie, Jena 1909.*
86. — *Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere, Jena 1903 (Abschnitt: Die Muskeln).*
87. **Galeazzi,** *Des éléments nerveux des muscles de fermeture ou adducteurs des bivalves. Arch. ital. de Biol., T. 10 (1888), p. 388.*
88. **Galilei,** *Opere. N. ed. Firenze 1718, Vol. 2 Dial 2, p. 559 u. 570 (zit. nach Rauber, Galilei, über Knochenformen, Morph. Jahrb., Bd. 7 (1882), p. 327).*
89. **Gildemeister,** *Ein Vogelmuskel, der sich besonders gut zu physiologischen Untersuchungen eignet. Ztschr. f. biol. Technik u. Methodik, Bd. 1 (1908), p. 46.*
90. — *Ueber den Einfluß des Rhythmus der Reizung auf die Arbeitsleistung des Muskels, speziell des Vogelmuskels. Pflügers Arch., Bd. 135 (1910), p. 366.*
91. **Grasset,** *Les nerfs articulomoteurs des membres. Rev. de Méd. T. 2 (1903), No. 9, p. 86.*
92. **Gregor,** *Ueber den Einfluß von Veratrin und Glyzerin auf die Zuckungskurve funktionell verschiedener Muskeln. Pflügers Arch., Bd. 101, p. 71.*
93. **Grützner,** *Die glatten Muskeln. Ergebn. d. Physiol., Bd. 3 (1904), Lief. 2.*
94. **Guiart,** *Gastéropodes opisthobranches. Mém. de la Soc. de Zool. de France, T. 14 (1901), p. 1.*
95. **Guth,** *Untersuchungen über die direkte motorische Wirkung des Lichtes auf den Sphincter pupillae des Aal- und Froschauges. Pflügers Arch., Bd. 85, p. 118.*
96. **Hagen,** *Glatte Muskelfasern bei Insekten. Zool. Anz., Bd. 3 (1880), p. 304.*
97. **Halliburton,** *On muscle plasma. Journ. of Physiol., Vol. 8 (1881), p. 133.*

98. **Haycraft**, *Elasticity of animal tissues. Journ. of Physiol., Vol. 31 (1904), p. 392.*
99. — *Upon the production of rapid voluntary movement. Journn. of Physiol., Vol. 23 (1898), p. 1, und: „Locomotion" in Schäfers Textbook.*
100. **Heidenhain, M.**, *Mikroskopische Beiträge zur Anatomie und Pathologie der Niere. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 10 (1874), p. 4.*
101. — *Einiges über die sogenannten Protoplasmaströmungen. Sitz.-ber. d. Med.-physik. Ges. Würzburg, 1897.*
102. — *Struktur der kontraktilen Substanz. Merkel u. Bonnets Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 3 (1898), p. 1.*
103. **Henke**, *Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke, Leipzig 1863.*
104. **Henke** *und* **Knorz**, *Bestimmung der absoluten Muskelkraft. Ztschr. f. rat. Med., (3) Bd. 24 (1865).*
105. **Henneberg**, *Ueber Schwanzautotomie bei Säugern. Med.-naturw. Arch., Bd. 2 (1910), p. 229.*
106. **Henri**, *Etude physiologique des muscles longitudinaux chez le Stichopus regalis. Compt. rend. Soc. de Biol., T. 55 (1903), p. 1194.*
107. **Hering**, *Ueber die Wirkung zweigelenkiger Muskeln auf drei Gelenke und über die pseudoantagonistische Synergie. Pflügers Arch., Bd. 65 (1897), p. 636.*
108. **Hermanns** *Handbuch der Physiologie.*
109. **Hermann**, *Zur Messung der Muskelkraft am Menschen. Pflügers Arch., Bd. 73 (1898), p. 429.*
110. **Heubner**, *Ein Eiweißkörper aus Muskeln. Arch. f. exper. Pathol., Bd. 58, p. 302.*
111. **Hofer**, *Experimentelle Untersuchungen über die Wirkung des Kernes auf das Protoplasma. Jena. Ztschr. f. Naturw., Bd. 17 (1889).*
112. **Hofmeister**, *Die Pflanzenzelle, 1867.*
113. **Hoppe-Seyler**, *Lehrb. d. physiol. Chem.*
114. **Hornyold**, *Ueber die Funktion und Autotomie der gemmiformen (globiferen) Pedicellarien. Biol. Ctrbl., Bd. 30 (1910), p. 349.*
115. **Hürthle**, *Ueber die Struktur der quergestreiften Muskelfasern von Hydrophilus im ruhenden und tätigen Zustand. Pflügers Arch., Bd. 126 (1908), p. 1.*
116. **Huxley**, *The crayfish, London 1884 (deutsch Leipzig 1881).*
117. **Jendrassik**, *Das Prinzip der Bewegungseinrichtung des Organismus. Dtsch. Ztschr. f. Nervenheilk., Bd. 25, p. 347.*
118. **Jensen**, *Protoplasmabewegung, in Ergebn. d. Physiol., Bd. 1 (1902), Lief. 2.*
119. — *Bestimmung der absoluten Kraft einer Flimmerzelle. Pflügers Arch., Bd. 54 (1893), p. 573.*
120. **Jhering**, *Bemerkungen zur vergleichenden Anatomie der Muskulatur bei Muscheln. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 30.*
121. **Jordan**, *Untersuchungen zur Physiologie des Nervensystems bei Pulmonaten. Pflügers Arch., Bd. 106 (1905), p. 189, und: Die Physiologie der Lokomotion bei Aysipia limacina. Ztschr. f. Biol., Bd. 41 (1901), p. 196.*
122. **Joteyko**, *La dualité fonctionnelle du muscle. Journ. de Neurol., 1904, p. 221.*
123. **Jshihara**, *Ueber die Flossenbewegung des Seepferdchens. Pflügers Arch., Bd. 109 (1905), p. 300.*
124. — *Ueber die Summation bei Krötenmuskeln. Pflügers Arch., Bd. 111, p. 567.*
125. **Kaiser**, *Ein Hemmungsversuch am Nervenmuskelpräparat. Ztschr. f. Biol., Bd. 28 (1892).*
126. **Katz**, *Die mineralischen Bestandteile des Muskelfleisches. Pflügers Arch., Bd. 63 (1896), No. 1.*
127. **Knoblauch**, *Die Arbeitsteilung der quergestreiften Muskulatur und die funktionelle Leistung der flinken und trägen Muskelfasern. Biol. Ctrbl., Bd. 28 (1908), p. 468.*
128. **König** *und* **Bohner**, *Die chemische Zusammensetzung der menschlichen Nahrungsmittel, 3. Aufl., Berlin 1903.*
129. **Kraft**, *Zur Physiologie des Flimmerepithels bei Wassertieren. Pflügers Arch., Bd. 47 (1890), p. 196.*
130. **v. Kries** *s. Nagels Handb. d. Physiol., Bd. 3 (1905), p. 92 u. 94.*
131. **Kronecker** *und* **Stirling**, *Die Genesis des Tetanus. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1878.*
132. **Krukenberg**, *Vergleichend-physiologische Studien, Heidelberg 1880.*
133. **Kryz**, *Die Unabhängigkeit des Koagulationspunktes spezifischen Muskelplasmas von der Temperatur während des Lebens. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 23 (1907), p. 560.*
134. **Kunstler**, *Contributions à l'étude des flagellés. Bull. Soc. de Zool. de France, 1882; C. R. de l'Acad., T. 93 (1883), p. 602 u. 776.*
135. **Kühne**, *Untersuchungen über das Protoplasma und die Kontraktilität, Leipzig 1864.*
136. — *Myologische Untersuchungen, Leipzig 1860.*
137. **Lang**, *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere, Jena 1894.*

138. ***Langendorff,*** *Ein Versuch zur allgemeinen Muskelphysiologie. Ztschr. f. biol. Technik u. Methodik, Bd. 1 (1903).*
139. ***Lapique,*** *Sur la contractilité et excitabilité de diverses muscles. Compt. rend. de l'Acad., T. 140, p. 801.*
140. ***Lauterborn,*** *Protozoenstudien. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 60, p. 236.*
141. ***Le Dantec,*** *Sur l'adhérence des Amibes aux corps solides. Compt. rend. de l'Acad., T. 95, p. 210.*
142. ***Lee,*** *The fatigue of coldblooded compared with that of warmblooded muscle. Journ. Amer. Med. Ass., 1905, p. 1776; — The nature of muscle fatigue. Amer. Journ of Physiol., Vol. 2, p. XI.*
143. ***Lehmann,*** *Molekularphysik, Leipzig 1888.*
144. ***v. Lendenfeld,*** *Bemerkungen zur Kenntnis des Nerven- und Muskelsystems der Hornschwämme. Zool. Anz., Bd. 9, p. 65.*
145. ***Leuckart,*** *Der Bau der Insekten usf. Arch. f. Naturgesch., Bd. 18 (1851), p. 1.*
146. ***Lewandowsky,*** *Der Kontraktionsverlauf beim glatten Muskel des Warmblüters. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1899, p. 392.*
147. ***v. Leydig,*** *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere, Frankfurt 1857, p. 340.*
148. ***Lieberkühn,*** *Ueber das kontraktile Gewebe der Spongien. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1867.*
149. ***Loeb*** *und* ***Budgett,*** *Zur Theorie des Galvanotropismus. Pflügers Arch., Bd. 65, p. 525.*
150. *— und* ***Maxwell,*** *Zur Theorie des Galvanotropismus. Pflügers Arch., Bd. 63, p. 121.*
151. ***Lombard,*** *Die räumliche und zeitliche Aufeinanderfolge reflektorisch kontraktiler Muskeln. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1885, p. 408.*
152. ***Luchsinger,*** *Zur verschiedenen Erregbarkeit funktionell verschiedener Nervmuskelpräparate. Pflügers Arch., Bd. 28 (1882), p. 60.*
153. ***Lucas,*** *All or none contraction of the amphibian muscle. Journ. of Physiol., Vol. 30 (1909), p. 113.*
154. ***Maas,*** *Reizversuche an Süßwassermedusen. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 7 (1908), p. 1.*
155. ***Magnus,*** *Versuche am überlebenden Darm von Säugetieren. Pflügers Arch., Bd. 111 (1905), p. 152.*
156. ***Mahn,*** *Untersuchungen über das physiologische Verhalten des Schleiendarms. Pflügers Arch., Bd. 72 (1898), p. 273.*
157. ***Mangold,*** *Untersuchungen über die Endigung der Nerven in den quergestreiften Muskeln der Arthropoden. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 5 (1905), p. 135; Ctbl. f. Physiol., Bd. 19, p. 336.*
158. ***Marceau,*** *Sur l'état des muscles adducteurs pendant la vie chez les Acéphales. Compt. rend. de l'Acad., T. 142, p. 1274.*
159. *— Sur la production de travail mécanique par les muscles adducteurs des Acéphales. Compt. rend. de l'Acad., T. 141 (1905), p. 278.*
160. ***Marey,*** *1) Du mouvement dans les fonctions de la vie, Paris 1868; 2) La machine animale, Paris 1873; 3) Le mouvement, Paris 1894; 4) La locomotion animale in d'Arsonval, Traité de physique biologique, T. 1, Paris 1901.*
161. ***Margo,*** *Wiener Sitzungsberichte, Bd. 39 (1860), p. 577.*
162. ***Marshall,*** *Observations on the structure and distribution of striped and unstriped muscle in the animal kingdom. Quart. Journ. of microscop. Sc., Vol. 28 (1887), p. 75.*
163. ***Martin,*** *Ueber den Nachweis von Pferde- und Fötenfleisch durch den Glykogengehalt. Ztschr. f. Nahrungs- u. Genußmittel, Bd. 11 (1906), p. 249.*
164. ***Mayer, S.,*** *Spezielle Physiologie der glatten Muskeln. Hermanns Handb., Bd. 5.*
165. ***Metschnikoff,*** *Pathologie comparée de l'inflammation, Paris 1892.*
166. ***Mettenheimer,*** *Gestreifte Muskelfasern bei Anneliden. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1860, p. 361.*
167. ***Meyer,*** *Ueber die angebliche Verschiedenheit roter und blauer Muskeln. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1875.*
168. ***v. Meyer,*** *Die Statik und Mechanik des menschlichen Knochengerüstes, Leipzig 1873.*
169. *— Lehrbuch der physiologischen Anatomie.*
170. ***Migal,*** *Untersuchungen über die Reizbarkeit von Mimosa pudica L. Arch. f. Naturgesch., Bd. 5 (1839), Heft 1, p. 91.*
171. ***Mörner,*** *Beobachtungen über den Muskelfarbstoff. Nord. med. Arch., Festband 1907; Malys Jahrb., 1887, p. 456.*
172. ***Mosso*** *et* ***Benedicenti,*** *Arch. ital. de Biol., Vol. 25, p. 379 u. 385.*
173. ***Moulinier,*** *Des réponses du muscle fléchisseur de la pince du crabe au passage*

successif et rapide de deux ondes de fermeture et d'ouverture du courant continu. Variations sous l'influence combinée de l'intensité et du sens du courant. Journ. de Physiol., T. 9 (1907), p. 241.
174. **Müller, O.,** *Die Ortsbewegung der Bacillariaceen betreffend. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 11, p. 571.*
175. — **A.,** *Wie ändern die von glatten Muskeln umschlossenen Hohlorgane ihre Größe? Pflügers Arch., Bd. 116, p. 252.*
176. — **Joh.,** *Lehrbuch der Physiologie, Bd. 4, Lief. 2, p. 10 u. 12.*
177. **Nagel,** *Beobachtungen über das Verhalten einiger wirbelloser Tiere gegen galvanische und faradische Reizung. Pflügers Arch., Bd. 51 (1892), p. 624. — Fortgesetzte Beobachtungen über polare galvanische Reizung bei Wassertieren. Ebenda, Bd. 53 (1892), p. 332. — Ueber Galvanotaxis. Ebenda, Bd. 59 (1895), p. 603.*
178. — *Experimentelle Untersuchungen über die Totenstarre bei Kaltblütern. Pflügers Arch., Bd. 58, p. 279.*
179. **Nägeli** *und* **Schwendener,** *Das Mikroskop, 1877, p. 389.*
180. — *Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik, 1860.*
181. **Neumeister,** *Lehrbuch der physiologischen Chemie.*
182. **Nicolai,** *Die tatsächlichen Grundlagen einer myogenen Theorie des Herzschlags Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1910, p. 1.*
183. **Obersteiner,** *Bau der nervösen Zentralorgane, 4. Aufl., Wien 1901, p. 189 u. Lit. p. 200.*
184. **Oppel,** *Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie. „Darmkanal" p. 184.*
185. **Osborne** *and* **Sutherland,** *The elasticity of rubber balloons and hollow viscera. Proc. Roy. Soc., B, Vol. 81, p. 485.*
186. **Osswald,** *Ueber das Ritter-Rollettsche Phänomen. Pflügers Arch., Bd. 50 (1891), p. 215.*
187. **Owen,** *Anatomy of Vertebrates, Vol. 1.*
188. **Parker,** *The reversal of the effective stroke of the labial cilia of sea anemonies by organic substances. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 14, p. 1.*
189. — *The reaction of Sponges etc. Journ. of exper. Zool., Vol. 8 (1910), p. 39.*
190. **Paukul,** *Zuckungsformen an Kaninchenmuskeln nach Struktur und Farbe (s. a. Literatur). Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1904, S. 100.*
191. **Pawlow,** *Wie die Muschel ihre Schale öffnet. Pflügers Arch., Bd. 37 (1885), S. 6.*
192. **Pekelharing,** *Ueber das Vorkommen eines Nucleoproteïdes im Muskel. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 22 (1896), p. 245.*
193. **Peter,** *Das Zentrum für die Flimmer- und Geißelbewegung. Anat. Anz., Bd. 15 (1899), p. 271.*
194. **Petren,** *Untersuchungen über den Einfluß des Tetanus auf die absolute Festigkeit des Muskels. Skand. Arch. f. Physiol., Bd. 12 (1899), p. 328.*
195. **Pfeffer,** *Handbuch der Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Leipzig 1904, Bd. 2, p. 727.*
196. — *Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vakuolen. Abhandl. d. K. Sächs. Ges. d. Wiss., Bd. 16 (1891), p. 187.*
197. **Piper,** *Untersuchung über die natürliche Innervierung von Muskelkontraktionen. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1910, p. 207.*
198. **Piotrowski,** *Ueber die Hemmungserscheinungen im quergestreiften Muskel. Ctbl. f. Physiol., Bd. 6 (1892), p. 597. — On the muscular Physiology of the Crayfish especially with regard to inhibition. Journ. of Physiol., Vol. 14 (1893), p. 163.*
199. **Plateau,** *Sur la force musculaire des Insectes. Bull. de l'Acad. Roy. Belge, T. 20 (1866), p. 732; T. 22 (1866), p. 283.*
200. **Poletajew,** *Flugmuskeln der Lepidopteren und Libelluliden. Zool. Anz., Bd. 3 (1880), p. 212.*
201. **Pompilian,** *Sur la contraction musculaire de l'escargot. Compt. rend. Soc. de Biol., 1899.*
202. **Powlowzow,** *Kontraktile Fasern im Flimmerepithel. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 73, p. 365.*
203. **Prowazeck,** *Arbeiten aus dem Zool. Inst. zu Wien, Bd. 12 u. 14.*
204. **Pütter,** *Flimmerbewegung, in Ascher und Spiros Ergebnisse der Physiologie, Bd. 2 (1903), Teil 1.*
205. — *Protozoen, in Tigerstedts Handbuch d. physiolog. Methodik.*
206. — *Studien über Thigmotaxis bei Protozoen. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1900, p. 243.*
207. **Pzribram,** *Versuch zur chemischen Charakterisierung einiger Tierklassen des natürlichen Systems auf Grund ihres Muskelplasmas. Hofmeisters Beiträge, Bd. 2 (1902) p. 143.*
208. **Quincke,** *Ueber periodische Ausbreitung usw. Ber. d. Berl. Akad., 1898; Verh.*

d. Nat. Ges. zu Heidelberg, Bd. 4, p. 269; Ann. d. Phys. u. Chem., Bd. 35 (1880), p. 580.

209. **Ranvier,** *De quelques faits relatifs à l'histologie et à la physiologie des muscles striés. Arch. de Physiol. et de Pathol. gén., 1874, p. 1.*
210. **Reuleaux,** *Kinematik im Tierreiche, in: Handb. d. Kinematik, Bd. 2.*
211. **Rhumbler,** *Allgemeine Zellmechanik. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 8 (1898), p. 543.*
212. — *Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. Arch. f. Entwicklungsmechanik, Bd. 7 (1898), p. 103.*
213. **Richer,** *„Locomotion humaine" in d'Arsonval, Traité de Physique biologique, T. 1, Paris 1901.*
214. **Richet,** *Dict. de physiologie. „Diapedèse".*
215. — *De la forme de la contraction musculaire des muscles de l'écrévisse. Compt. rend. de l'Acad., T. 88, p. 868 u. 1272.*
216. — *Contributions à la physiologie des centres nerveux et des muscles de l'écrévisse. Arch. de Physiol., 1879, p. 262 u. 522.*
217. — *Physiologie générale des muscles et des nerfs, Paris 1882, p. 274.*
218. — *De diversorum musculorum diversa irritabilitate. Pflügers Arch., Bd. 31 (1883), p. 146.*
219. — *Le travail de l'oiseau pendant le vol. Rev. scient., T. 48 (1891), p. 684.*
220. **Robertson,** *An outline of a theory of the genesis of protoplasmic motion and excitation. Transact. of the Royal Soc. of South Australia, Vol. 29, 1905.*
221. **Röhmann,** *Ueber die Reaktion der quergestreiften Muskeln. Pflügers Arch., Bd. 50 (1891), p. 84.*
222. **Rollett,** *Ueber die Flossenmuskeln des Seepferdchens und über Muskelstruktur im allgemeinen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 36 (1888), p. 233.*
223. — *Untersuchungen über den Bau der quergestreiften Muskelfaser. Denkschr. d. Kais. Akad. zu Wien, Math.-nat. Kl., Bd. 49, p. 81; Bd. 51, p. 23.*
224. — *Ueber die Kontraktionswelle und ihre Beziehung zu der Einzelzuckung bei den quergestreiften Muskeln. Pflügers Arch., Bd. 52 (1892), p. 201.*
225. — *Zur Kenntnis der physiologischen Verschiedenheiten der quergestreiften Muskeln der Kalt- und Warmblüter. Pflügers Arch., Bd. 71 (1898), p. 209 u. Ctbl. f. Physiol., Bd. 14 (1900), p. 435; Bd. 13 (1899), p. 721.*
226. — *Physiologische Verschiedenheiten der Warmblütermuskeln. Wien. Sitz.-ber., III, Bd. 98 (1898).*
227. **Roloff,** *Die Beurteilungslehre des Pferdes und des Zugochsen, 1870, p. 39.*
228. **Rosenthal,** *Ueber die Kraft der Kaumuskeln. Physik.-med. Soc. in Erlangen, Bd. 27 (1895), p. 85.*
229. **Roesle,** *Die Reaktion einiger Infusorien auf einzelne Induktionsschläge. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 2 (1903), p. 139.*
230. **Rösner,** *Ueber die Erregbarkeit verschiedener quergestreifter Muskeln. Pflügers Arch., Bd. 81 (1900), p. 105.*
231. **Rubow,** *Ueber den Lecithingehalt etc. Arch. f. exper. Pathol., Bd. 52, p. 173.*
232. **Rusche,** *Kann Pferdefleisch durch die quantitative Glykogenanalyse mit Sicherheit nachgewiesen werden? Pflügers Arch., Bd. 116, p. 347.*
233. **Saxl,** *Ueber die Mengenverhältnisse der Muskeleiweißkörper etc. Hofmeisters Beitr., Bd. 9 (1906), H. 1.*
234. **Schäfer,** *Theories of ciliary movement. Anat. Anz., Bd. 24, p. 497.*
235. **Schaudinn,** *Beobachtungen an Foraminiferen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 59 (1895), p. 191.*
236. **Schenck,** *Kritische und experimentelle Beiträge zur Lehre von der Protoplasmabewegung und -kontraktion. Pflügers Arch., Bd. 66 (1897), p. 241.*
237. **Schönlein,** *Ueber die Einwirkung der Wärme auf den Tonus der Muskeln von Schnecken und Holothurien. Ztschr. f. Biol., Bd. 36 (1898), p. 523.*
238. — *Ueber das Herz von Aplysia. Ztschr. f. Biol., Bd. 30 (1904), p. 117.*
239. **v. Schröder,** *Ueber Harnstoffbildung der Haifische. Ztschr. f. physiol. Chemie, Bd. 14 (1890), p. 576.*
240. **Schulte,** *Ueber die angebliche refraktäre Periode der Darmmuskulatur der Warmblüter. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1905, Suppl., p. 823.*
241. **Schultz,** *Zur Physiologie der längsgestreiften (glatten) Muskeln der Wirbeltiere.*
242. **Schultze,** *Das Protoplasma der Rhizopoden und Pflanzenzellen, Leipzig 1863.*
243. **Schulze,** *Rhizopodenstudien. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 11 (1875), p. 736.*
244. **Schwarzkopf,** *Zur Physiologie der Vogelmuskeln. Pflügers Arch., Bd. 121 (1908), p. 416.*
245. **Sergi,** *Sur les muscles de Testudo graeca. Arch. Farmacol. sperim. e Sc. aff., Vol. 4 (1905), p. 179.*

246. **Sertoli,** *Contributions à la physiologie générale des muscles lisses. Arch. ital. de Biol., T. 3, p. 16.*
247. **Simon,** *Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Bradypodiden. Inaug.-Diss. Bern, 1902, und Arch. f. Naturgesch., Bd. 1 (1902), H. 3 (vergl. das Literaturverz.).*
248. **Simroth,** *Zur Kenntnis der Bewegungsapparate der Infusionstiere. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 12 (1876), p. 51.*
249. — *Die Tätigkeit der willkürlichen Muskeln unserer Landschnecken. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 30 (1878), Suppl., p. 166.*
250. **Stein,** *Organismus der Infusionstiere, Leipzig 1859.*
251. **Stewart** and **Sollmann,** *The proteids of muscle. Journ. of Physiol., Vol. 24 (1899), p. 497.*
252. **Strasser,** *Zur Lehre von der Ortsbewegung der Fische, Stuttgart 1882.*
253. **Straub,** *Nervensystem des Regenwurms. Pflügers Arch., Bd. 79 (1900), p. 379.*
254. **Stübel,** *Zur Kenntnis der Plasmaströmung in Pflanzenzellen. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 8 (1908), p. 267.*
255. **Trinchese,** *Intorno ai fusi muscolari della tarantola. Rend. Ac. d. Napoli, Vol. 24 (1886), p. 278.*
256. **v. Uexküll,** *Physiologische Untersuchungen an Eledone moschata. Ztschr. f. Biol., Bd. 28, p. 550, und Bd. 30, p. 179.*
257. — *Ueber Reflexe bei Seeigeln. Ebenda, Bd. 34 (1898), p. 298.*
258. — *Zur Muskel- und Nervenphysiologie von Sipunculus nudus. Ebenda, Bd. 33 (1896), p. 1.*
259. — *Die Physiologie der Pedicellarien. Ebenda, Bd. 37 (1898), p. 334 (Lit.).*
260. — *Die Physiologie des Seeigelstachels. Ebenda, Bd. 39 (1900), p. 73.*
261. — *Die Wirkung von Licht und Schatten auf Seeigel. Ebenda, Bd. 40 (1900), p. 447.*
262. — *Der biologische Bauplan von Sipunculus nudus. Ebenda, Bd. 44 (1903), p. 269; s. a. Bd. 33 (1896), p. 11.*
263. — *Die Bewegungen der Schlangensterne. Ebenda, Bd. 46 (1905), p. 1.*
264. — *Leitfaden für das Studium der experimentellen Biologie der Wassertiere. Leipzig 1905.*
265. **Valenciennes** et **Fremy,** *Considérations sur la composition des muscles dans la séries animale. Compt. rend. de l'Acad., T. 41 (1855), p. 739.*
266. **Valentin,** *Flimmerbewegung, in: Wagners Handwörterbuch.*
267. **Van t'Hoff,** *Das Verhalten des Glykogens bei ruhenden und fliegenden Tauben. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1910, p. 85.*
268. **Vayssière,** *Atlas d'anatomie comparée des Invertebrés, Paris 1890.*
269. **Velichi,** *Zur Chemie des glatten Muskels. Ctrbl. f. Physiol., Bd. 12 (1896), p. 351.*
270. **Velten,** *Aktiv oder passiv? Oest. Bot. Ztg., 1876, No. 3.*
271. **Vernon,** *Heat rigor in coldblooded animals. Journ. of Physiol., Vol. 24 (1899), p. 239.*
272. **Verworn,** *Allgemeine Physiologie, 3. Aufl., 1901, p. 535.*
273. — *Die Bewegung der lebendigen Substanz, Jena 1892.*
274. — *Der körnige Zerfall. Pflügers Arch., Bd. 63 (1896), p. 263.*
275. — *Die polare Erregung der lebendigen Substanz usw. Pflügers Arch., Bd. 45 (1889), p. 1; Bd. 46 (1890), p. 267; Bd. 62 (1896), p. 415.*
276. — *Studien zur Physiologie der Flimmerbewegung. Pflügers Arch., Bd. 48, p. 149.*
277. **Vignon,** *Recherches de cytologie. Arch. de Zool. expér., T. 9, p. 629.*
278. **Vincent** and **Lewis,** *The proteids of unstriped muscle. Journ. of Physiol., Vol. 26.*
279. **Vogt** und **Yung,** *Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie, Braunschweig 1888.*
280. **Vosseler,** *Untersuchungen über glatte und unvollkommen quergestreifte Muskeln der Arthropoden, Tübingen 1901.*
281. **Weber,** *Muskelbewegung in Wagners Handwörterbuch der Physiologie.*
282. **Weiss,** *Protoplasmabewegung und Flimmerbewegung in Nagels Handb. d. Physiol., Bd. 4.*
283. — *Regeneration und Autotomie bei der Wasserspinne Argyronata aquatica. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 23 (1907), p. 643.*
284. **Winkler,** *Ein Beitrag zur Physiologie der glatten Muskeln. Pflügers Arch., Bd. 71, p. 398.*

Spezielle Physiologie der Ortsbewegungen.

Einleitung.

Die spezielle Physiologie der Bewegungen soll die Leistung der Bewegungsorgane kennen lehren. Da diese Leistung je nach dem gegebenen Zweck eine unendlich mannigfache sein kann, muß die Aufgabe auf bestimmte Fälle eingeschränkt werden. Es ist daher üblich, nur die am meisten gebrauchten Bewegungsformen, an die sich der Bau der Bewegungsorgane angepaßt hat, zu betrachten, und diese Bewegungsformen sind vornehmlich die der Ortsbewegung.

Zusammenfassende vergleichende Darstellungen der Ortsbewegung der Tiere gibt es nur wenige. BORELLI (10), der hier den Weg gebahnt hat, ist natürlich in vielen Punkten veraltet. Die alte Schrift von NAUMANN (108) ist trotz ihres verheißenden Titels unbrauchbar, da sie nur allgemeine naturphilosophische Betrachtungen bringt. STRASSER (133) beschränkt sich auf eine gründliche Darlegung der allgemeinen Grundsätze in mathematischer Behandlung. Es wären zu nennen das Werk von PETTIGREW (113), die Arbeiten von MAREY (90—97), das Kapitel „Locomotion“ im Handbuch von MILNE-EDWARDS (103) und im Traité de physique biologique (95). Auch in einigen physiologischen Lehrbüchern, so bei COLIN (24), bei BERGMANN und LEUCKART (4) ist die spezielle Bewegungslehre in vergleichender Beziehung behandelt. Dagegen enthalten die zoologischen Lehrbücher und namentlich auch die Schilderungen des Tierlebens von BREHM (14), HECK (63) und anderen, und die Spezialwerke über einzelne Tierarten zahllose vereinzelte Angaben, die in die vorliegende Zusammenstellung aufgenommen sind, obgleich sich oft keine Gewähr in Gestalt eines Literaturnachweises dafür geben läßt. Endlich ist besonders hervorzuheben, daß MUYBRIDGE (107) in seiner großen Sammlung photographischer Reihenaufnahmen eine reiche Fundgrube für die vergleichende Physiologie der Bewegungen geschaffen hat, von der ein Teil im folgenden zum erstenmal ausgenutzt worden ist.

Man darf sagen, daß auf den heutigen Stand der vergleichenden Bewegungslehre die Worte noch zutreffen, die v. UEXKÜLL vor etwas mehr als 12 Jahren geschrieben: „Es ist daher, wie man wohl wird zugeben müssen, gänzlich unberechtigt, auf Abfassung einer allgemeinen vergleichenden Physiologie zu drängen, zu einer Zeit, in der die notwendigen Vorbedingungen, um überhaupt an allgemeine Probleme heranzukommen, noch keine Anerkennung gefunden haben. Denn bis heute werden Probleme der speziellen Physiologie der niederen Tiere, wie etwa das Schwimmen der Würmer, von Physiologen strengster Observanz für Spielereien gehalten“ (138).

Soll die Ortsbewegung der Tiere vom vergleichenden Standpunkt behandelt werden, so erscheint die Einteilung als vorteilhaft, die PLINIUS der Tierbeschreibung überhaupt zugrunde legte, nämlich die Einteilung nach dem umgebenden Medium. So wenig es angeht, die Tiere in Land-, Luft- und Wassertiere einzuteilen, so gut eignet sich für die vergleichende Physiologie der Ortsbewegung die Einteilung in Bewegung in und auf der Erde, nämlich Kriechen und Laufen, Be-

wegung im Wasser, nämlich Schwimmen in und auf dem Wasser, und Bewegung in der Luft oder Fliegen.

Pettigrew (113), der ebenfalls diese Einteilung befolgt, begeht allerdings einen bedenklichen Fehler. Er versucht nämlich, diese drei Bewegungsweisen aus einer und derselben physikalischen Auffassung heraus zu vergleichen, indem er angibt, bei der Bewegung auf der Erde finde nur eine sehr geringe Verdrängung des Mediums statt, bei der Bewegung auf dem Wasser eine größere, bei der Flugbewegung die größte. Es liegt auf der Hand, daß diese Betrachtung rein äußerlich ist, und das Verständnis für die Bewegungsvorgänge nicht fördern, sondern nur stören kann.

Das hindert aber nicht, der Einteilung selbst für den vorliegenden Zweck Berechtigung zuzuerkennen, und sie der nachfolgenden Darstellung zugrunde zu legen, indem für jedes der drei Medien die Bewegungsform der einzelnen Tierarten, und zwar am zweckmäßigsten in der absteigenden Richtung, beschrieben wird.

Die absteigende Reihe mit einigen Ausnahmen empfiehlt sich deswegen, weil die allgemeinen Grundsätze der Bewegung bei den höheren Tieren genauer untersucht sind, und die Darstellung in dieser Form am leichtesten vom Bekannteren zum weniger Bekannten fortschreitet.

Jede Ortsbewegung eines Tieres beruht darauf, daß es Teile seines Körpers gegen einen äußeren Widerstand bewegt, dessen Reaktion gegen die Bewegung den Körper forttreibt. Dies geht schon aus dem allgemeinen Grundsatz der Mechanik hervor, daß durch beliebige nur innerhalb eines Massensystems wirksame Kräfte der Gesamtschwerpunkt nicht verschoben werden kann.

Wenn also ein Mensch oder ein Pferd vorwärts geht, so ist es in letzter Linie der Reibungswiderstand, den die Füße am Boden finden, der den Körper vorwärts treibt. Der Beweis hierfür liegt darin, daß schon bei verminderter Reibung, z. B. auf glattem Eise, die Vorwärtsbewegung erschwert ist. Die Beine können sich unter diesen Umständen mit voller Kraft bewegen, ohne daß der Körper im mindesten vorwärtsrückt, weil statt dessen die Füße rückwärts gleiten. Jede Kraft, die den Schwerpunkt des Tieres verschiebt, muß auf das Massensystem des Tieres von außen her einwirken, wie in den angeführten Beispielen die Reibungskraft des Bodens. Daß diese Kraft nur eine durch die Muskelbewegungen des Tieres selbst hervorgerufene Reaktion ist, tut dieser Lehre keinen Eintrag, denn da der Begriff der Kraft überhaupt der Realität entbehrt, und nur dazu dient, die wahrnehmbaren Vorgänge, nämlich die Massenbewegungen, in anschaulicher Form zu beschreiben, hat eine solche Gegenkraft genau soviel Realität wie die den Muskeln zugeschriebene Kontraktionskraft. Es ist also ein bedauerlicher Irrtum, wenn der sonst so vortreffliche Colin (24, p. 404) die Anschauung verficht, der Antrieb der Ortsbewegung gehe ausschließlich von den Muskeln aus, denn die Muskelwirkung allein, ohne die entsprechende Gegenkraft des äußeren Widerstandes, kann keine Verschiebung des Gesamtschwerpunktes hervorbringen.

Milne-Edwards (103) stellt dagegen ganz richtig als Hauptpunkt der Theorie der Ortsbewegung hin, daß ein Teil des Tierkörpers von einem festen Stützpunkt aus den übrigen Körper bewegt. Das Schwimmen und Fliegen unterscheide sich von der Bewegung auf der Erde dadurch, daß der Stützpunkt nur relativ fest sein kann. Ferner

liege ein Unterschied darin, daß das Tier nicht nur seine eigene Last bewegen, sondern auch das umgebende Mittel verdrängen müsse. Hierzu sei im Wasser und in der Luft ein viel größerer Teil der Gesamtarbeit erforderlich als bei der Bewegung auf der Erde. Bei diesen Betrachtungen ist allerdings ein sehr wichtiger Punkt außer acht gelassen, daß nämlich das Tier, um sich auf festem Boden bewegen zu können, in der Regel einen großen Teil seines Gewichtes durch Muskelarbeit heben und tragen muß.

Erster Teil.

Die Ortsbewegung auf festem Boden.

I. Allgemeines.

A. Die mechanischen Bedingungen. Die Bewegung auf der Erde hängt im wesentlichen von zwei Bedingungen ab: 1) die Schwere drückt den Tierkörper gegen den Boden; 2) der Boden bietet einen Reibungswiderstand dar, den der Tierkörper zur Fortbewegung ausnutzt.

Unter diesen Bedingungen ist der allgemeine Grundzug aller Bewegung auf festem Boden der, daß ein bestimmter Teil des Tierkörpers durch Schwere und Reibung an einer bestimmten Stelle des Bodens festgehalten werde, während die übrige Körpermasse von diesem festen Punkte aus fortbewegt wird.

Die Fortbewegung kann die Form annehmen, daß der Körper, dauernd vom Boden unterstützt, fortgeschleppt wird: Kriechen, oder daß verschiedene Körperteile abwechselnd Halt am Boden gewinnen: Gehen, oder endlich, daß der ganze Körper von einem Stützpunkt zum anderen fortgeschnellt wird: Laufen, Springen. Eine ähnliche Einteilung gibt von gleichen Gesichtspunkten aus Milne-Edwards (103). Diese drei Hauptformen der tierischen Bewegung auf festem Boden unterscheiden sich im wesentlichen durch den Grad, in dem die Körperschwere durch Muskelkräfte überwunden werden muß.

Die Widerstände, die bei der Bewegung überwunden werden, sind: das Beharrungsvermögen des Körpers, die Schwere des Körpers, der Luftwiderstand und unter Umständen die Reibung am Boden. Diesen Widerständen entgegen wirkt als vorwärtstreibende Kraft der Widerstand, den die stützenden und schiebenden oder ziehenden Körperteile am Boden finden. Um diesen Bodenwiderstand zu vermehren, sind viele Tiere mit besonderen Werkzeugen, mit Krallen, Hufen, Haftscheiben ausgerüstet.

Bei vielen Tieren ist schon die ruhige Stellung des Körpers in der für die Ortsbewegung geeigneten Haltung, das Stehen, eine mit Arbeitsaufwand verbundene Muskelleistung (51). Die Muskeltätigkeit beim Stehen kann nach den Grundsätzen der Statik untersucht werden, indem man entweder die Festigkeit des Stehens des im Ganzen als starre Masse gedachten Körpers bestimmt, oder dessen Aufbau aus einzelnen, gegeneinander beweglichen Gliedern berücksichtigt (103) (s. weiter unten).

B. Form der Bewegung. Ueber die Form der Bewegung mit Hilfe von Gliedmaßen, also des Gehens und Laufens, läßt sich kaum etwas Allgemeines sagen.

Die Wirbeltiere haben zum allergrößten Teil 4 Extremitäten, von denen in manchen Fällen nur 2 der Ortsbewegung dienen. Die Insekten haben 6 Extremitäten, die Spinnen 8, Crustaceen, Myriopoden und andere noch mehr. Man könnte meinen, es würde sich ein bestimmtes System für die Arbeit der Extremitäten, je nach ihrer Zahl, herausstellen; das ist aber nicht der Fall, sondern jede Tierart hat hier besondere Bewegungsweise ausgebildet.

Bemerkenswert ist, daß gewisse Vorrichtungen, um die dem Vorwärtsgleiten hinderliche Reibung aufzuheben, die sich als technische Hilfsmittel für die Ortsbewegung des Menschen als äußerst vorteilhaft bewähren, wie Schlittschuhe, Schneeschuhe und vor allem Räder oder Rollen, in der Natur nicht vorkommen (100).

Ueber die bloße Bemerkung hinaus, daß die phylogenetische Entwicklung eben diesen Weg nicht beschritten hat, lassen sich zwei Erwägungen anführen, die zeigen, daß möglicherweise dieser Weg der Natur überhaupt verschlossen war. Ein Körperteil, der frei drehbar sein soll, darf an keiner Stelle mit anderen Körperteilen in ununterbrochenem Zusammenhange sein. Diese Körperteile müßten also als tote Gewebsanhänge gebildet sein oder ihre Ernährung aus umgebender Flüssigkeit entnehmen. Diese Schwierigkeit würde nicht eintreten, wenn der ganze Organismus als Rollkörper ausgebildet wäre. Hier macht sich aber das Bedenken geltend, daß wenigstens auf alle höher entwickelten Tiere fortgesetzte Drehung schädlich einwirkt.

Tatsächlich machen Tiere nur in seltenen Fällen vorübergehend Gebrauch von der rollenden Bewegung.

II. Die Bewegung der einzelnen Tierarten auf festem Boden.

A. Säugetiere.

1. Allgemeine Bedingungen.

Uebersicht. Die Bewegungen der Säugetiere zeigen alle drei eingangs angeführten Hauptformen, als Gang, Lauf, Kriechen, oder nach der Einteilung von Milne-Edwards' fünf Hauptformen, indem zu den genannten noch Springen und Klettern, Abarten des Laufes und des Ganges, hinzukommen (103).

Gemeinsam ist allen Landsäugetieren die Vierzahl der Gliedmaßen, die indessen nicht immer alle der Ortsbewegung dienen.

Der Gang besteht in der Verschiebung des Körpers mit Hilfe der Gliedmaßen, indem diese den Körper frei über dem Boden halten, und indem sie am Boden einen festen Stützpunkt nehmen, durch ihre Bewegung relativ zum Körper den Körper selbst fortbewegen. Die Leistung der Gliedmaßen beim Gange ist also eine zwiefache: Erstens das Körpergewicht zu unterstützen, zweitens es von der Stelle zu bewegen. Die Ueberwindung des Luftwiderstandes verschwindet im Vergleich zu den beiden anderen Leistungen vollkommen.

Der Gang geht in den Lauf über, indem die Gliedmaßen den Körper so vom Boden emporschnellen, daß er zeitweilig frei schwebt. Der Lauf kann aufgefaßt werden als eine Reihe von Sprüngen (142). Man unterscheidet zwei Arten des Laufes bei vierfüßigen Tieren, als Trab und Galopp, ohne daß eine bestimmte Definition gegeben werden

kann. Die Unterscheidung beruht vielmehr darauf, daß viele Tiere, wenn sie von langsamerem Lauf in schnelleren verfallen, die Gangart ändern. Die langsamere Gangart wird dann als Trab, die schnellere als Galopp bezeichnet.

Der Gang geht in Kriechen über, indem die Gliedmaßen den Körper nur unvollkommen unterstützen, so daß er zum Teil dauernd auf dem Boden ruht.

Ein eigentliches Kriechen, wobei der ganze Körper dauernd auf dem Boden ruht, kommt bei den Säugetieren nicht vor.

Ueberall wo eine ausgebildete Gangbewegung besteht, ist Vorbedingung die Haltung des Körpers über dem Boden, das Stehen.

Stehen der Säugetiere im allgemeinen. Für das Stehen des tierischen Körpers, wenn man ihn als starres Ganzes auffaßt, kommt der Satz in Betracht, daß ein Körper nur in solchen Lagen stabil auf einer Grundfläche ruht, in denen das Lot vom Schwerpunkt aus innerhalb der Unterstützungsfläche fällt. Je größer der Winkel, den die geraden Verbindungen von der Grenze der Unterstützungsfläche nach dem Schwerpunkt bilden, desto sicherer steht der Körper, d. h. desto weiter kann der Schwerpunkt aus seiner Ruhelage abgedrängt werden, ohne daß der Körper umfällt.

Unterstützungsfläche ist die von geraden Verbindungen der äußersten auf der Unterlage ruhenden Punkte des starren Körpers begrenzte Fläche.

Nach diesen Gesichtspunkten ist klar, daß der Körper der Säugetiere, sofern er mit 4 Füßen eine im Vergleich zur Höhe des Körpers beträchtliche Unterstützungsfläche umgrenzt, im allgemeinen weit sicherer und fester steht als der Mensch (34) (Fig. 13).

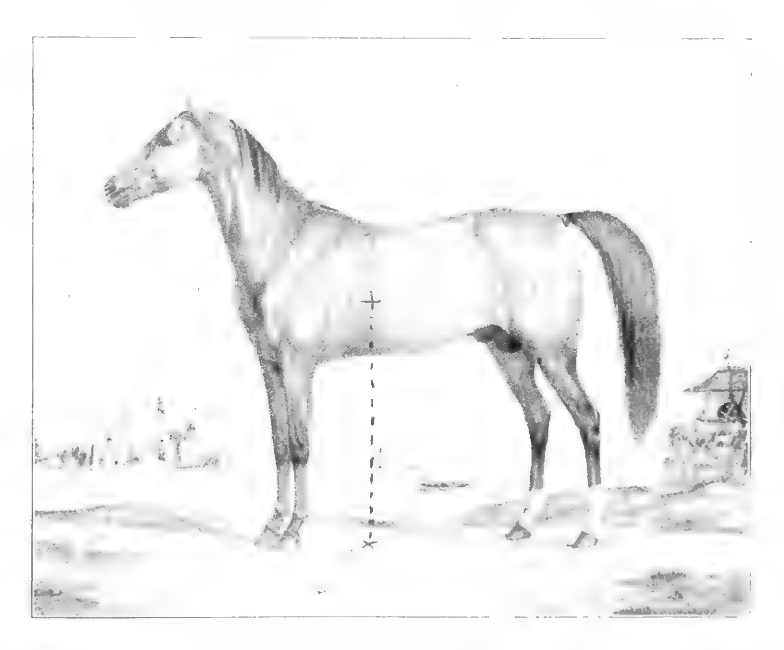


Fig. 13. Das Lot vom Schwerpunkt des Pferdes fällt nicht sehr weit vor die Mitte der Unterstützungsfläche.

Da der Tierkörper in Wirklichkeit nicht starr, sondern beweglich ist, so müssen, wenn er in der stehenden Stellung verharren soll, auf alle einzelnen beweglichen Abschnitte Kräfte einwirken, die sich untereinander und mit der Schwere im Gleichgewicht halten. Es kann dabei die Stellung der beweglichen Teile so sein, daß sie ohne Zutun der Muskelarbeit unter dem Einfluß der Schwere im Gleichgewicht aufeinander ruhen, oder daß sie durch Spannung von Bändern so gegeneinander fixiert sind, daß sie im Gleichgewicht bleiben, oder daß sie durch Muskeln gehalten werden. Im allgemeinen reichen weder die erste noch die zweite Art der Fixierung aus, und mit dem Stehen ist stets ein erheblicher Aufwand von Muskelarbeit verbunden (11).

Diese Angabe kann durch die Darstellung H. v. Meyers (102) nicht entkräftet werden, der in den Extremitäten Säulen oder Brückenpfeiler, in der Wirbelsäule einen gewölbten Brückenbogen sieht, und so das Knochengerüst der vierfüßigen Säugetiere als ein in sich stabiles Gerüst betrachtet. Freilich für die Extremitäten trifft in einigen Fällen der Vergleich mit Säulen zu, die keiner weiteren Spannung zum Tragen bedürfen. Die Wirbelsäule ist aber durchaus nicht einem gewölbten Bogen zu vergleichen, wie schon daraus ersichtlich wird, daß sie im allgemeinen eine S-förmige Biegung hat, die keine Stabilität gibt. Daß sich H. v. Meyer durch äußerliche Aehnlichkeit hat leiten lassen, geht aus einem Vergleich zwischen dem Thorax des Wirbeltiers und einem gotischen Gewölbe hervor, bei dem außer acht gelassen wird, daß die Schwibbogen des Gewölbes auf Grundmauern ruhen, während die Rippen des Tieres an der Wirbelsäule hängen, die sie nach H. v. Meyer stützen sollen. Daß der Vergleich in anderer Form durchgeführt werden kann, wie es auch in neueren Schriften geschehen ist (149, 150), läßt sich nicht bestreiten, doch liegt nach meiner Auffassung diesen Bemühungen eine allzu einseitige Anschauung von den mechanischen Funktionen des Tierkörpers zugrunde.

Jedenfalls muß das Tier, ebenso wie es für das Stehen des Menschen angeführt werden wird, die einzelnen gelenkig verbundenen Abschnitte seiner Gliedmaßen, die nur in vereinzelten Fällen schon durch ihre Stellung oder durch Bänder zu tragenden Säulen gemacht sind, durch Muskelarbeit feststellen, ferner die Verbindung des Rumpfes mit den Gliedern durch Anspannung der Schulter- und Hüftmuskeln sichern, und den Rumpf selbst durch die Rücken- und Bauchmuskulatur in einen starren, sich selbst tragenden Balken verwandeln. In den meisten Fällen kommt als besondere Aufgabe dazu, den wagerecht vorstehenden Hals und Kopf zu tragen, wozu allerdings Nackenbänder beitragen.

Bewegung. Die Tätigkeit der vier Gliedmaßen zum Zweck der Ortsbewegung kann in sehr verschiedener Weise geordnet sein.

So wäre zunächst der Fall denkbar, daß sich ein Vierfüßer bewegte, indem er, auf 3 Beinen feststehend, erst ein Bein vorsetzte, dann, nachdem er mit diesem festen Stand gewonnen hat, ein anderes, darauf das dritte, endlich das vierte. Dieser Fall kommt indessen als regelmäßige Art der Ortsbewegung nicht vor, weil ebensogut, wie ein Bein vorwärts gesetzt wird, gleichzeitig oder nahezu gleichzeitig auch zwei vorrücken können, indem der Körper auf den beiden anderen ruht.

Von dieser Art kommen sehr mannigfache Beispiele vor: Beide Vorderbeine und beide Hinterbeine oder beide Beine jeder Seite, oder

die diagonal einander gegenüberstehenden Beine können gleichzeitig vorrücken, oder die Beine werden einzeln in verschiedener Zeitfolge bewegt. Es kann auch der Schwanz als fünfter Stützpunkt mitwirken.

Wenn sich ein Säugetier auf 2 Beinen allein bewegt, so sind es in den allermeisten Fällen die hinteren Extremitäten, die der Bewegung dienen. Eine Ausnahme machen die Seehunde, bei denen aber keine eigentliche Gangbewegung, vielmehr schon ziemlich ausgesprochenes Kriechen vorliegt.

Bei der Bewegung auf den hinteren Extremitäten allein können diese gleichzeitig oder abwechselnd gebraucht werden.

2. Ortsbewegung der einzelnen Säugetierarten.

a) Mensch.

α) Vom Stehen des Menschen. Um die Ortsbewegung des Menschen darzustellen, muß zunächst dessen aufrechte Stellung erörtert werden. Die Form der Wirbelsäule, die Homologie der Extremitäten, das Kriechen auf allen Vieren im kindlichen Alter zeigen, daß der Mensch nur ein umgewandelter Vierfüßer ist. Bei sehr vielen anderen Vierfüßern dient die vordere Extremität ebenfalls als „Arm" und „Hand" im Gegensatz zu der hinteren, die nur Bein ist, bei keinem Tiere ist aber die Trennung zwischen Armen und Beinen so ausgesprochen wie beim Menschen, und bei keinem Tiere ist daher die vordere Extremität so vollständig für den Gebrauch künstlicher Werkzeuge freigelassen. Dies ist der wesentliche Vorzug des aufrechten Ganges, der deshalb mit Recht als ein wesentliches Merkmal der Stellung des Menschen gegenüber den anderen Tieren bezeichnet werden darf.

Für die Ortsbewegung bietet die aufrechte Körperhaltung die große Schwierigkeit, daß die Unterstützungsfläche verhältnismäßig klein, die Höhe des Schwerpunktes über ihr verhältnismäßig groß, und deshalb die Erhaltung des Gleichgewichts besonders schwierig ist (11). Selbst das Stehen erfordert daher schon eine verwickelte Tätigkeit des Muskel- und Nervensystems.

Die Anatomie betrachtet als Grund- oder Normalstellung des Menschen die symmetrische aufrechte Haltung mit geschlossenen Fersen. Demgegenüber muß die Physiologie betonen, daß die natürliche Haltung wohl im allgemeinen unsymmetrisch ist, und daß dabei jedenfalls die Fersen nicht geschlossen, sondern mäßig auseinander gestellt sind. Auch bei unsymmetrischer Haltung wird der Körper von beiden Beinen auf jeder Seite unterstützt und auf beiden Seiten besteht Gleichgewicht, so daß es nur geringer Muskeltätigkeit bedarf, um seitliches Umstürzen zu verhindern. In der Richtung von vorn nach hinten ist dagegen das Gerüst des Körpers sehr labil, weil die Gelenke der Beine sich in dieser Richtung völlig frei bewegen. Um das Umfallen nach hinten auszuschließen, wird daher beim Stehen der Gesamtschwerpunkt des Körpers immer so weit nach vorn verlegt, daß er etwa über der Mitte der von beiden Füßen begrenzten Unterstützungsfläche steht. Dazu ist eine Vorneigung beider Beine in den Fußgelenken erforderlich, die zur Folge hat, daß die Beine in den Fußgelenken weiter nach vorn umzukippen streben. Dies Be-

streben muß durch den Zug der Wadenmuskeln dauernd aufgehalten werden. Der Körper befindet sich also auch während des gewöhnlichen Stehens annähernd in derselben Lage, als sei er ganz „vorn 'rein gelegt", und durch Zusammenziehung der Wadenmuskeln „auf die Fußspitzen" gehoben. Dieser dauernde Zug der Wadenmuskeln beim Stehen erklärt eine sehr auffällige Erscheinung, daß nämlich die Knie, auch ohne „durchgedrückt" (überstreckt) zu sein, und ohne daß ihr Streckmuskel, der Quadriceps cruris, angespannt wird, beim Stehen gestreckt bleiben (61). Da nämlich der Wadenmuskel von der hinteren Fläche des Unterschenkels und Knies entspringt und beim Stehen dauernd kräftig gespannt ist, zieht er das Knie dauernd nach hinten, und erhält es dadurch gestreckt, ohne daß der Quadriceps tätig zu sein brauchte (9). Man kann sich leicht überzeugen, daß bei ungezwungenem Stehen die Kniescheibe ganz locker ist, während die Wadenmuskeln prall gespannt sind.

Der Rumpf wird auf dem Becken in der Regel so gehalten, daß er Uebergewicht nach hinten hat, also durch die Tätigkeit von Rectus abdominis und Ileopsoas vor dem Uebersinken nach hinten bewahrt werden muß. Die Wirbelsäule muß durch Muskeltätigkeit aufrecht, der Kopf, der Uebergewicht nach vorn hat, durch die Nackenmuskeln gerade gehalten werden (11).

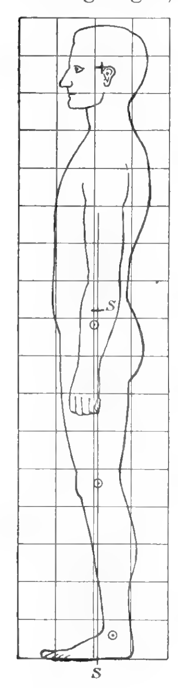


Fig. 14.

Fig. 14. „Bequeme Haltung" des Menschen beim Stehen nach Braune und Fischer. Die Senkrechte *SS* vom Gesamtschwerpunkt + zum Boden geht hinter dem Hüftgelenk ⊙, aber vor dem Kniegelenk ⊙ und dem Fußgelenk ⊙ vorbei, obschon die Verbindungslinien von Knie zu Hüfte und Fuß einen nach hinten offenen Winkel bilden.

β) Gang des Menschen. Der Gang des Menschen ist die am genauesten untersuchte Art tierischer Bewegung (13, 41, 142). Sie besteht darin, daß, nachdem aus dem Stand ein Fuß nach vorn gesetzt worden ist, der Körper durch Streckung des zurückgebliebenen Beines vorgeschoben wird, bis er von dem vorgesetzten Bein unterstützt ist, worauf das zuerst zurückgebliebene Bein an dem stützenden Bein vorüber nach vorn gesetzt wird, und dieses den Körper wieder weiterschiebt. Die beiden Beine wechseln also in ihrer Tätigkeit ab, indem jedes erst als „Hangbein" oder „Schwungbein" nach vorn kommt, dann als Stützbein den Körper unterstützt, und endlich als Stemmbein den Körper weiterschiebt.

Nach dem Vorschwunge berührt der Fuß zuerst mit dem Hacken den Boden, dann legt sich die Sohle auf, und schließlich stößt der Fuß mit dem Zehenballen ab. Man sagt daher: die Sohle wickle sich vom Boden ab, wie ein Stück der Felge eines rollenden Rades. Daraufhin ist auch die Bewegung des gehenden Menschen geradezu mit der eines rollenden Rades verglichen worden, aber sehr mit Unrecht. Es wäre zwar denkbar, daß man ein Rad durch zwei Stücke seiner Felge ersetzte, die, indem sie miteinander abwechseln, so gut

wie ein ganzes Rad, eine dauernde Bewegung ermöglichten. Diese Einrichtung würde aber nicht die fortbewegende Wirkung haben, die eben für die Gehbewegung bezeichnend ist. Der Grundgedanke der rollenden Bewegung ist der, daß durch die gleiche Länge der Speichen die Bewegungsbedingungen an jeder Stelle des Rades die gleichen sind, der Grundgedanke der Gehbewegung ist, daß durch Verlängerung der hinteren Stütze der Körper vorwärts geschoben wird.

Diese Verlängerung geschieht durch Streckung im Kniegelenk und im Fußgelenk.

Durch die beschriebene Form der Bewegung ist der Rumpf, wenn man das Stützbein zunächst als feste Steife ansieht, gezwungen, sich annähernd auf einem Kreisbogen zu bewegen, da das Stützbein zuerst, wenn es von vorn aufgesetzt wird, schräg steht, dann indem der Körper vorrückt, in die senkrechte Lage kommt und schließlich beim Abstoß wieder schräg steht. Tatsächlich findet bei jedem Schritte eine Hebung statt, die indessen dadurch verringert ist, daß das Bein während der Periode des Stützens leicht gebeugt, beim Aufsetzen und beim Abstoßen dagegen gestreckt ist.

Wichtig ist für die vergleichende Betrachtung des Gehens, daß im allgemeinen der hinten abstoßende Fuß den Boden verläßt, ehe das vorn ruhende Bein die senkrechte Stellung erreicht hat (41). Der ruhende Körper ist also in diesem Augenblicke nicht unterstützt, und er würde rückwärts fallen, wenn er nicht durch den vorhergehenden Abstoß Schwung genug bekommen hätte, um die aufsteigende Bewegung durchzumachen, bis er senkrecht über dem unterstützenden Fuße ankommt.

Beachtenswert ist ferner, daß durch die abwechselnde Bewegung der Beine der Rumpf und die vorderen Extremitäten zu einer Reihe von teils passiven, teils aktiven Bewegungen genötigt sind. Die Hüfte jeder Seite folgt ein wenig jedem Schritte und bleibt mit dem Fuß der betreffenden Seite ein wenig zurück. Die umgekehrte Bewegung machen die Schultern und mit ihnen die hängenden Arme. Der Rumpf bleibt zurück vom Aufsetzen jedes Beines an, bis das Bein senkrecht steht, er wird vorgeneigt während des Abstoßes, bis das andere Bein aufgesetzt ist. Ferner macht der Rumpf aktiv eine seitliche Bewegung, indem er jedesmal nach der Seite geneigt wird, deren Bein gerade auf dem Boden steht (76).

Ueber die Muskeltätigkeit während des Gehens hat O. Fischer mit Hilfe einer sehr verwickelten Methode zuverlässige Aufschlüsse gewonnen (41). Nach genauen photographischen Aufnahmen einer ausgewählten Versuchsperson, hat er zunächst die Form der Bewegung genau festgestellt. Durch eine Reihe von Messungen an geeigneten Kadavern hat er ferner die Größe, die Gewichte und die Lage des Schwerpunktes für alle einzelnen Körperteile bestimmt. Wenn dadurch die Massenverteilung und die Bewegungsform bekannt sind, lassen sich die bewegenden Kräfte berechnen, und da beim Gang außer dem Bodenwiderstand und der Schwere nur der Muskelzug auf die Bewegung des Körpers einwirkt, so kann man den auf jeden Körperteil in jedem Augenblick wirkenden Muskelzug bestimmen. Damit ist freilich die Verteilung der Muskelleistung auf die einzelnen

anatomisch bekannten Muskeln noch nicht gegeben, doch läßt sie sich in vielen Fällen mit Sicherheit erkennen.

Vor allem hat sich aus dieser Untersuchung ergeben, daß das Vorschwingen des Beines nicht, wie die Gebrüder Weber (142) angenommen hatten, allein unter dem Einfluß der Schwere, als bloße Pendelschwingung erfolgt, sondern daß mit Ausnahme eines sehr kurzen Zeitraumes dauernd Muskelkräfte auf die Bewegung der Beine wirken.

γ) Laufen des Menschen. Zum Vergleich mit der zweiten Gangart des Menschen, nämlich dem Lauf, kann die Gehbewegung mit Vorteil durch ein Schema veranschaulicht werden, in dem die Zeit, während deren jeder Fuß den Boden berührt, durch eine gerade Linie, die Zeit, während der er in der Luft schwebt, durch eine Kurve angegeben wird.

Für schnellen Gang, bei dem in der Minute etwa 120 Schritte von 75 cm Länge gemacht werden, ergibt sich, daß jeder Fuß etwa 0,4 Sek. in der Luft schwebt und 0,6 Sek. auf dem Boden steht. Es ist also immer eine Periode von 0,1 Sek., während deren beide Füße zugleich auf dem Boden stehen.

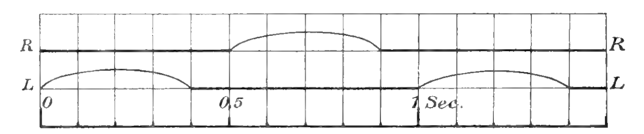


Fig. 15. Zeitverhältnisse der Beintätigkeit beim Gang des Menschen. Stehen auf dem Boden ist durch eine Grade —, Bewegung durch die Luft durch eine Kurve ⌒ angedeutet. *R* rechter, *L* linker Fuß.

Im Gegensatz dazu ist das Laufen dadurch gekennzeichnet, daß der Körper immer nur mit einem Fuß den Boden berührt, der schon gehoben wird, ehe der andere auf die Erde kommt. Es ist also hier eine Periode, während deren beide Füße in der Luft sind. Der Lauf kann daher auch als eine Folge von Sprüngen von einem Bein auf das andere angesehen werden. Dies spricht sich in einem dem obigen entsprechenden Schema folgendermaßen aus:

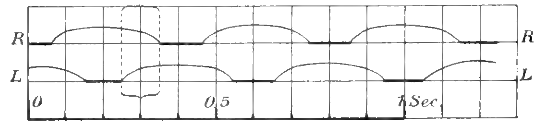


Fig. 16. Schema der zeitlichen Verhältnisse der Beintätigkeit beim Laufen des Menschen. *R* rechtes, *L* linkes Bein, während des durch die Klammern ⏜⏝ bezeichneten Zeitraumes, zweimal bei jedem Doppelschritt, ist der Körper nicht unterstützt, sondern fliegt frei.

Die größte Geschwindigkeit, die im Wettlauf erreicht wird, beträgt nahezu 10 m in der Sekunde. Dabei werden in der Sekunde 3 bis 4 Schritte von je 2 bis 3 m Länge gemacht, und selbst wenn die Beine in einem Winkel von 20° auf die Erde gesetzt würden und unter demselben Winkel die Erde verließen, könnte der Körper nur etwa auf eine Strecke von 70 cm unterstützt sein, während er eine Strecke von 130 cm freifliegend zurücklegen müßte. Da die Ge-

schwindigkeit annähernd gleichförmig sein muß, ergibt sich dasselbe Verhältnis von fast 1:2 auch für die Zeitdauer der Stütz- und Fliegperiode.

Bei diesem schnellen Lauf werden die Fußgelenke gestreckt und der Körper nur von der Fußspitze, also vom Zehenballen getragen, während bei langsamerem Laufe die ganze Sohle auftritt.

δ) Springen des Menschen. Der Sprung besteht darin, daß durch kräftige Streckung der Beine dem Rumpfe eine so große Geschwindigkeit nach oben erteilt wird, daß er vom Boden emporfliegt (10, 91, 8). Da das Aufsteigen und Wiederherabfallen des Körpers im Sprunge den allgemeinen Gesetzen der Wurfbewegung folgt, so ist mit der Höhe, die den Schwerpunkt des Körpers erreicht, im allgemeinen auch die Dauer des Sprunges gegeben, und umgekehrt. Die wissenschaftliche Betrachtung des Sprunges muß diese Angaben über die Bewegung des Schwerpunktes zugrunde legen, weil bei der gewöhnlichen Art, die Höhe oder Weite eines Sprunges zu messen, allerhand Zufälligkeiten in der Haltung entscheidend sein können. Hieraus erklärt sich auch die auffällige Tatsache, daß der Mensch beim gleichbeinigen Sprung, „Schlußsprung“ der Turner, nach der gewöhnlichen Messung nur geringere Höhen erreicht als beim einseitigen Sprung. Wird nämlich mit beiden Beinen abgestoßen, so sind beide Beine, in dem Augenblick in dem der Körper den Boden verläßt, nach unten gestreckt, und müssen, um über das Hindernis, das übersprungen werden soll, hinwegzukommen, beide gehoben werden. Bei einseitigem Absprung dagegen kann ein Bein schon hoch emporgehoben sein, ehe der Absprung stattfindet, und es ist nur noch das andere Bein nachzuziehen. Aus diesem Grunde ist auch der seitliche Sprung, bei dem mit einer Viertelwendung erst das eine, dann das andere Bein parallel zu dem Hindernis gehoben werden, während der Springer gewissermaßen rittlings über dem Hindernis schwebt, besonders vorteilhaft. Außerdem läßt sich beim einseitigen Absprung der durch Anlauf gewonnene Schwung leichter auf den Sprung übertragen. Dies geschieht, indem das abstoßende Bein schräg vorwärts gegen den Boden gestemmt wird, so daß es die Horizontalbewegung des Anlaufes in die vertikale Richtung des Sprunges ablenkt (8). An chronophotographischen Aufnahmen ist eine deutliche Abnahme der Horizontalgeschwindigkeit im Augenblick des Abstoßes bemerkbar, die auf diesen Umstand zurückgeführt werden muß (107).

In vergleichender Beziehung wichtig ist der Umstand, auf den E. Kohlrausch (74) zuerst hingewiesen hat, daß zum Sprunge des Menschen eine Drehung des Körpers um eine horizontale Querachse gehört. Beim Absprunge muß nämlich der Körper, damit der Abstoß nach oben und vorn wirke, vornübergeneigt sein. Bei der Ankunft auf den Boden muß er rückwärts geneigt sein, um nicht vornüber zu fallen. An photographischen Aufnahmen von Springern kann man sehen, daß die Arme geschwungen werden, um diese Drehung des Körpers zu bewirken. Auch im übrigen wird der Sprung so stark durch Armbewegungen unterstützt, daß gute Springer sich ebenso sehr durch ihre Schultermuskulatur wie durch ihre Beinmuskulatur auszeichnen (95).

Ob der Körperbau auf die Höhe des Sprunges nach der üblichen Messung Einfluß hat, ist schwer zu unterscheiden. Kleinere Menschen springen verhältnismäßig höher als größere; bei größeren, vor allem

bei langbeinigen Individuen, liegt von vornherein der Schwerpunkt höher.

ε) Kriechen des Menschen. Neben dem aufrechten Gang des Menschen ist vom vergleichenden Standpunkt auch das Kriechen auf allen Vieren zu erwähnen, wie es die Kinder, die noch nicht Gehen gelernt haben, tun. Dies ist eigentlich kein Gehen auf allen Vieren, sondern auf den Knieen und Händen. Wegen der bei der ungleichseitigen Bewegung stattfindenden Biegungen der Wirbelsäule ist diese Art Bewegung in das gymnastische Heilverfahren aufgenommen worden (73).

Die Bewegung des Menschen auf allen Vieren folgt ganz derselben eigentümlichen Regel wie beim Gang der vierfüßigen Haustiere, nämlich die hintere Extremität ist in jedem Augenblicke der vorderen Extremität der gleichen Seite um einen halben Schritt voraus (107).

Eine schnellere Bewegung ist auf allen Vieren möglich, indem wirklich auf Füßen und Händen, mit geknickten Knieen gelaufen wird. Dies ist aber wegen der allzu großen Länge der Beine äußerst ermüdend. Die Gangart kann dann entweder ein schnelles Gehen, entsprechend der oben gegebenen Regel, oder ein Galopp sein, der dem Galopp der Hunde und Katzen entspricht, und aus einer Reihe von Sprüngen von den Füßen auf die Hände besteht. Diese Form des Laufens auf allen Vieren dürfte wohl nur bei spielenden Knaben vorkommen.

Von den unter Wölfen vorgefundenen Kindern in Indien wird berichtet, daß sie auf Knien und Ellbogen mit überraschender Schnelligkeit laufen, und an diesen Stellen beträchtliche Schwielenbildung zeigen (2, 130).

ζ) Klettern der Menschen. Vom Klettern des Menschen ist in vergleichender Hinsicht einiges zu sagen.

Was den Gebrauch der oberen Extremitäten betrifft, so können sie nur zum Erfassen, nicht zum Ankrallen dienen. Bei öfterem Hängen an den Händen, wie es bei Turnern vorkommt, bilden sich besondere Schwielen an der Volarfläche der Metacarpalköpfchen aus. Die Bewegung der oberen Extremität beim Klettern besteht vornehmlich im Emporziehen der Körperlast. Hierbei wirken, obschon meist nur die Ellenbogenbeuger in Betracht gezogen werden, sehr wesentlich die großen Schultermuskeln, Pectoralis major und vor allem Latissimus dorsi mit. Die Leistung des Menschen ist in dieser Beziehung viel geringer als die der Affen, da es nur sehr wenige Menschen gibt, die sich an einem Arme emporzuziehen vermögen.

Was den Gebrauch der unteren Extremitäten betrifft, so ist zu erwähnen, daß der große Zeh seine Rolle als Daumen beim Klettern der Urvölker durchaus noch nicht gänzlich verloren hat.

b) Ortsbewegung der Affen (Primates).

α) Anthropoïden. Mit Bezug auf die Affen ist zunächst der Vergleich zwischen der Bewegungsweise des Menschen und der Anthropoïden interessant. Die alte Anschauung vom Vierhänder muß fallen gelassen werden, weil bei den Anthropoïden und selbst bei den Affen und Halbaffen, bei vielen Nagetieren usf. der Unterschied im Gebrauch der vorderen und hinteren Extremitäten vollkommen deutlich ausgesprochen ist. Die Anthropoiden bewegen sich großenteils in halb

aufgerichtetem Gange, indem sie die Hände als Stützen leicht auf den Boden setzen. Die Haltung der Hände ist dabei so, daß in Pronation und Ulnarflexion die Finger mit eingeschlagenem zweiten und dritten Glied aufgesetzt werden. In ähnlicher Haltung greifen auch oft die Schimpansen, wenn sie etwas vom Boden nehmen wollen.

Es ist den Primaten nicht nur durch Dressur, sondern auch im Naturzustande möglich, ganz frei zu stehen, ja im Stehen mit beiden Füßen gleichzeitig vom Boden zu springen und wieder zum Stand zu kommen ohne die Hände als Stütze zu brauchen. Beim Stehen ist, wie ich mich an einem zur aufrechten Haltung dressierten Schimpansen überzeugen konnte, die Kniescheibe locker, ebenso wie beim Menschen. Das Knie wird also offenbar durch denselben Mechanismus fixiert, worauf auch schon die etwas vorgeneigte Haltung des Rumpfes schließen läßt.

Das Klettern ist für die großen Menschenaffen, Gorilla und Orang, nicht die wesentlichste Bewegungsform, da sie sich für gewöhnlich auf der Erde bewegen und nur zu bestimmten Zwecken auf die Bäume steigen. Ganz anders verhält sich der viel kleinere Gibbon.

Hierin spricht sich das allgemeine Grundgesetz (vgl. oben p. 37) aus, daß kleinere Tiere eine viel größere Muskelkraft im Verhältnis zu ihrem Gewicht haben und deshalb zu allerhand Bewegungsformen, die eine große relative Kraft erfordern, geschickter sind.

Der Gibbon ist, selbst mit den Affen verglichen, ein ausgezeichneter Kletterer und zeichnet sich namentlich dadurch aus, daß er sich von einer Hand zur anderen in einem fortgesetzten Schwunge frei durch die Luft fliegen lassen kann. Diese Bewegungsform, der R. Owen, Bd. 3, p. 70 (112) die besondere Bezeichnung „Brachiation" beilegt, verhält sich zum „Hangeln" der anderen Affen, die mit der freien Hand erst zufassen, ehe sie die tragende Hand loslassen, wie das Laufen zum Gehen. Ich habe diese Bewegung in zoologischen Gärten nie von einem anderen Affen, sondern allein vom Gibbon ausführen sehen. Owen berichtet, er habe einen Gibbon im zoologischen Garten auf diese Weise eine Strecke von 5 m frei durch die Luft zurücklegen sehen. A. Wagner (140) hebt hervor, daß der Orang infolge der Gestaltung seines M. latissimus zu dieser Bewegung unfähig sei. Es dürfte richtiger sein, diese Tatsache mit der Körpergröße des Orang nach den mehrfach erörterten Grundsätzen zu erklären.

β) Affen (Simiae). Die Affen bewegen sich auf der Erde auf allen Vieren, indem sie mit der ganzen Sohle und den Handflächen auftreten.

Muybridge (107) hat zwei Aufnahmen von der Gangart des Pavians gemacht, die sehr nahe der Gangart entprechen, wie sie bei anderen Vierfüßern, beim menschlichen Kind und beim Pferd gefunden wird.

Die Bewegung der 4 Beine folgt der Zeit nach in folgender Reihe:

Es heben sich vom Boden:

↑	RV	RH	LV	LH
	1	6	7	13

Es kommen auf den Boden nieder:

↓	LH	RV	RH	LV
	4	8	12	15

Die Zahlen bedeuten die Momentaufnahmen, die in gleichem Zeitabstande genommen wurden. Wenn man diese Zeiten zugrunde legt, kann man die angeführten Zahlen zum Zwecke besserer Uebersicht leicht in ein Schema bringen, wie es oben für die Bewegung des Menschen gebraucht wurde (Fig. 17 und 18). Man sieht, daß die Bewegung nicht ganz schematisch gleichförmig ist, was zum Teil darauf beruht, daß die Ablesung nicht ganz genau ist, sondern stets auf diejenige

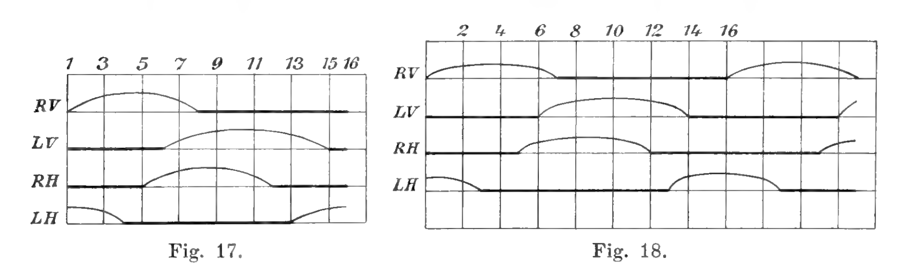


Fig. 17. Fig. 18.

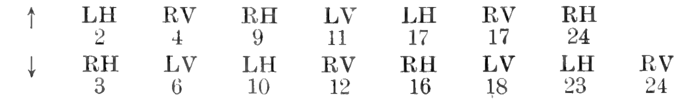
Fig. 17. Gang des Pavians nach Muybridge. Bedeutung der Figur wie oben Fig. 14.

Fig. 18. Gang des Pavians nach Muybridge. Die Uebereinstimmung mit Fig. 17 zeigt den Grad der Genauigkeit an, mit der dieselbe Gangart bei verschiedenen Aufnahmen wiederkehrt.

Aufnahme abgerundet wurde, die dem Augenblick des Abhebens oder Niedersetzens am nächsten zu sein schien. Außerdem aber ist der Gang des Pavians in diesem Falle einseitig, nach rechts schiebend, denn das rechte Hinterbein tritt zwischen die Vorderpfoten, das linke nach links von der linken Vorderpfote. Die Geschwindigkeit betrug etwa 2 m in der Sekunde. Solch ein seitliches Vorwärtsschieben ist bei den Affen häufig zu beobachten.

Abgesehen von den erwähnten Unregelmäßigkeiten ersieht man aus dem Schema, besonders für die linke Körperhälfte deutlich, daß in jedem Augenblick jedes Hinterbein dem Vorderbein derselben Seite um nahezu einen halben Schritt voraus ist. Dies ist die allgemeine Regel für die Gehbewegung der Vierfüßer.

Eine zweite Folge von Momentaufnahmen zeigt eine Gangart, die sich mehr dem Trabe des Pferdes nähert, bei dem die diagonal gestellten Beine sich nahezu gleichzeitig bewegen. Die Reihenfolge ist hier in derselben Bezeichnung wie oben folgende:



↑	LH 2	RV 4	RH 9	LV 11	LH 17	RV 17	RH 24	
↓	RH 3	LV 6	LH 10	RV 12	RH 16	LV 18	LH 23	RV 24

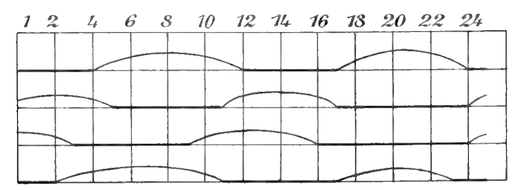


Fig. 19. Laufen des Pavians nach Muybridge.

Dem entspricht das Schema der Fig. 19. Man sieht, daß gegen Ende der Aufnahme die diagonal gestellten Gliedmaßen RV und LH gleichmäßig und dem Diagonalpaar entgegengesetzt tätig sind.

Bei diesen Gangarten setzen die Affen die ganze Sohle auf. Hintere und vordere Sohlen wickeln sich beim Gehen vom Boden ab, wie die des Menschen. Besonders bei den Hinterpfoten ist die Abwicklung deutlich, so daß während eines großen Teiles des Schrittes nur die Ballen und Zehen am Boden sind. Obschon die Hinterfüße als vollkommene Greiforgane ausgebildet sind, werden sie doch nur beim Klettern als solche angewendet. Es kommt fast nie vor, daß etwa ein *Rhesus* Speise oder andere Gegenstände mit dem Fuße erfaßt, selbst wenn er am Gebrauch der Hände verhindert ist. Die Vordergliedmaßen dagegen werden bei der Fortbewegung stets als Füße verwendet. Die Affen dürfen also mit größerem Recht Vierfüßer als Vierhänder genannt werden.

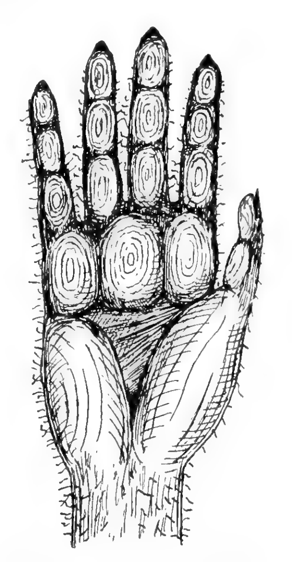


Fig. 20. Handfläche von *Inuus speciosus* nach Mohnicke.

Muybridge (107) hat ferner eine Aufnahme vom Pavian, der eine aufrechte Stange mit einer Geschwindigkeit von 0,8 m hinaufsteigt, gemacht. Beine und Arme ergreifen die Stange in nach oben gestreckter Haltung, werden dann gebeugt, und verlassen sie erst bei völliger Streckung nach unten.

Die Muskulatur der Affen ist in mehreren Punkten für die Kletterbewegung besonders ausgebildet. So hat der Latissimus dorsi eine akzessorische Partie, die sich bis ans Olecranon hinabzieht. Bei einigen Arten, Makaken, Pavianen und beim Orang reicht der Rhomboideus bis zum Hinterhaupt hinauf. Ferner besteht neben dem Sternocleidomastoïdeus ein besonderer „Cleidomastoïdeus" (Owen, 112).

Hervorzuheben ist noch, daß nach den Angaben von Mohnicke (104) einige Affen, insbesondere *Inuus speciosus*, imstande sind, an ganz glatten, nahezu senkrechten Wänden dadurch zu klettern, daß sie mit dem Hautpolster von Hand und Fußballen als mit Saugscheiben haften.

Zwischen dem Ballen des Daumens des kleinen Fingers und den drei Ballen, die an der Wurzel liegen, bildet die Handfläche eine dreieckige Vertiefung, die durch die Tätigkeit der Unterarmmuskeln, namentlich des Palmaris longus, erweitert und verengt werden kann (Fig. 20).

Bei *Inuus nemestrinus* und *ecaudatus*, bei *Cercopithecus cynomolgus* ist derselbe Befund erhoben. Auch die großen Paviane, die sich vorwiegend auf glatten Felsen bewegen, sollen dieselbe Fähigkeit haben.

Von *Inuus speciosus* berichtet Mohnicke, daß ihm ein gefangenes Exemplar entwich, indem es ein etwa 18 Fuß langes glattes Brett unter einem Winkel von höchstens 12° hinauflief.

Selbst von so großen Tieren, wie *Mangabe* und *Dschelada*, nimmt Mohnicke an, daß sie eine wesentliche Stütze an der Saugkraft ihrer Fußflächen gewinnen können.

Die Klammeraffen der Neuen Welt haben eine fünfte wichtige Extremität in Gestalt ihres Schwanzes, der beim Klettern und Schwingen fortwährend gebraucht wird. Auch hier handelt es sich aber um ganz bestimmte Bewegungsformen, bei denen der Schwanz mitwirkt, er dient nur der Ortsbewegung, und der Affe ist anscheinend unfähig, ihn zu anderen „isolierten" Bewegungen zu benutzen.

c) Halbaffen (Prosimiae).

Die Halbaffen nähern sich in ihrer Bewegungsform noch mehr als die Affen den eigentlichen Vierfüßern. Der Gebrauch der Vordergliedmaßen als Hände beschränkt sich im wesentlichen auf Festhalten der Nahrung in Hockstellung. Bei der Bewegung selbst spielen Krallen eine wesentliche Rolle.

Für die Bedeutung der Krallen ist die allgemeine Betrachtung maßgebend, daß mit der linearen Größe die Last eines Tierkörpers etwa in der dritten Potenz zunimmt. Die Festigkeit seiner einzelnen Gliedmaßen und Gewebsteile, wie also auch die der Krallen, nimmt aber nicht einmal in der zweiten Potenz zu. Daher kann wohl ein kleines Tier, wenn es seine Fingernägel etwa in die Rinde eines Baumes einschlägt, mit seinem ganzen Gewichte daran hängen, für ein großes ist dies unmöglich, es müßten denn seine Krallen außer allem Verhältnis größer und stärker entwickelt sein.

Bemerkenswert ist die Angabe, daß es beim Lori vorkommen soll, daß er mit dem Kopfe nach unten rückwärts einen Baum emporsteigt (14).

d) Fledermäuse (Chiroptera).

Von der Bewegung der Fledermäuse ist erstens zu erwähnen, daß sie in der Ruhe mit dem Kopfe nach unten an den mit Krallen versehenen Fingern der Hinterhände hängen. Beim Umherklettern hängen sie sich dagegen mit dem ebenfalls mit starken Krallen ausgerüsteten Daumen in aufrechter Lage an.

Ferner ist zu bemerken, daß sie trotz der Umgestaltung der vorderen Extremität zum Flügel doch auch im Kriechen und Umherschlüpfen auf ebenem Boden keineswegs unbeholfen sind. Sie vermögen mit Leichtigkeit von einer glatten Diele aufspringend zum Fluge überzugehen. Dieser Sprung wird vorwiegend mit den vorderen Extremitäten ausgeführt, und steht dadurch wohl unter den Bewegungen der Säugetiere einzig da.

Zu erwähnen ist ferner die Beobachtung von Dobson (104), daß bei einigen Chiropteren saugscheibenartige Haftapparate an Händen und Füßen gefunden wurden. Bei *Thyroptera tricolor* ist eine größere solche Haftscheibe unterhalb des Flügeldaumens, eine kleinere unterhalb der Zehen am Fuße zu finden. Es ist eine deutlich ausgebildete runde Saugscheibe mit vertiefter Mitte auf einer säulenartigen Erhebung. Bei *Vesperugo nanus*, *V. pachypus* Temminck, *V. tylopus* Dobson sind ähnliche Haftpolster vorhanden. Bei *Mystacina tuberculata* hat der Haftapparat die Form einer rinnenartigen Furche zwischen Hautwällen.

e) Flossenfüßer (Pinnipedia).

Was die Bewegung der Flossenfüßer auf der Erde betrifft, so ist sie nach Reh in drei verschiedene Formen einzuteilen (vgl. 131).

Die Seehunde sind am meisten an den Aufenthalt im Wasser angepaßt, ihre Bewegungen sind denen der Fische am ähnlichsten. Sie vermögen nicht mehr die Hintergliedmaßen nach vorn auseinander zu bringen und den Körper damit zu stützen. Daher bedienen sie sich, wie SCAMMON (122) es beschreibt, zur Fortbewegung auf dem Lande ausschließlich einer abwechselnden Bewegung der Vorderflossen, indem sie den Bauch erst auf einer, dann auf der anderen Seite auf der Erde schleppen lassen, und das Schwanzende zusammen mit den Hinterflossen emporgekrümmt halten. Bei großer Eile schnellen sie auch den ganzen Körper sprungweise vorwärts.

Die Seelöwen zeigen eine viel größere Beweglichkeit der Hintergliedmaßen und können die Hinterflosse noch vollständig unter den Bauch schlagen. Die Seelöwen gehen auf dem Lande in der Weise, daß sie mit stark gekrümmter Rückenwirbelsäule beide Hinterflossen zugleich nach vorn setzen, und dann, indem beide Vorderflossen nacheinander vorschreiten, die Wirbelsäule wieder strecken. Dieselbe Gangart behalten sie auch bei schnellem Laufe bei. In das Wasser springen sie mit den Hinterflossen ab. Dieselbe Bewegungsform dürfte nach SCAMMONS (122) Beschreibung auch den See-Elefanten (*Macrorhinus angustirostris*) zukommen, die ungeachtet ihrer ungeheuren Last auf unebenem Felsboden bis zu 20 m über den Meeresspiegel steigen, und sich mitunter überraschend schnell bewegen sollen.

Demgegenüber benutzen die Walrosse (Trichetidae) alle 4 Gliedmaßen zu einem watschelnden Gange, der aber stets sehr schwerfällig ist. Beim Absprung ins Wasser benutzen sie die Hinterflossen nicht (131).

Die Reihenfolge der Bewegungen entspricht der beim Paßgang, indem die Extremitäten der gleichen Seite gleichzeitig vorgesetzt werden (63, Bd. 2, p. 1279).

Von Seelöwen gibt SCAMMON (122) an, daß eine Herde von etwa 20 Stück, die am Rande einer Klippe überrascht worden waren, auf den 15 m tiefer gelegenen Felsengrund hinabsprangen und entkamen.

Vom Seehunde berichtet derselbe Beobachter, daß er Fische, die er sonst nicht bewältigen kann, mit den Vorderflossen erfaßt.

f) **Raubtiere** (**Carnivora**).

Bei den Raubtieren sind alle 4 Extremitäten nahezu gleichmäßig zur Ortsbewegung ausgebildet, und die vorderen werden nur noch gelegentlich zu anderen Zwecken, wie zum Ergreifen der Beute usw., benutzt.

Dabei ist im allgemeinen der Bau der Extremitäten so umgewandelt, daß nur die Finger dem Boden aufliegen, während Mittelhand und Mittelfuß aufrecht stehen. Das Gelenk zwischen Fingern und Mittelhand, dessen Bewegungsumfang beim Menschen und bei den Affen vorwiegend auf der Beugeseite liegt, dient hier vorzugsweise der Dorsalflexion, und kann im Sinne der Volarflexion nur bis zur Streckung bewegt werden. Man unterscheidet hiernach „Zehengänger“ und „Sohlengänger“.

Zehengänger sind die Hunde, Katzen, Marder, Sohlengänger die Bären.

α) Canidae: Die wild lebenden Hundearten erjagen ihre Beute zum größten Teil durch andauerndes Laufen, so daß ihr ganzer Körper-

bau diesem Zweck angepaßt ist. Insbesondere ist die Muskulatur der Extremitäten vorwiegend auf die Rückwärtsbewegung hin angeordnet, die beim Laufen den Körper vorwärts schiebt.

Die Bewegung des Hundes und der verwandten Tierarten läßt, wie die der meisten Vierfüßer, hauptsächlich drei Gangarten erkennen, nämlich Schritt, Trab und Galopp.

Schritt des Hundes. Der Schritt des Hundes richtet sich, wie eine Aufnahme (94) vom Gange eines englischen Mastiff ausweist, nach der allgemeinen Regel für den Schritt der Vierfüßer, die auch für das Kriechen des Menschen auf allen Vieren gilt, daß nämlich jedes Hinterbein dem Vorderbein derselben Seite um einen halben Schritt voraus ist, während das Vorder- und Hinterpaar eine gleichmäßig abwechselnde Tätigkeit zeigen (107).

Das der Muybridgeschen Aufnahme entsprechende Schema ist folgendes:

↑ RH 12—1 | RV 2—3 | LH 4—5 | LV 6—7

RH 3—4 | RV 6 | LH 8 | LV 10

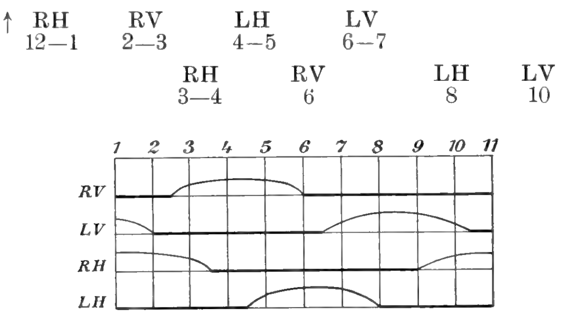


Fig. 21. Schritt des Hundes. Die zweite Zeile LV = linkes Vorderbein beginnt fehlerhafterweise mit einem Stück Kurve. Es sollte hier die grade Linie stehen.

Hierbei ist zu beachten, daß das Hinterbein jeder Seite dem Vorderbein nur um mehr als eine halbe Schrittdauer voraus ist. Es spricht sich darin eine Annäherung an den Paßgang aus, bei dem beide Beine derselben Seite gleichzeitig bewegt werden.

Trab des Hundes. Vom Trab des Hundes gibt Muybridge eine Reihenaufnahme, die einen großen schweren Hund, englischen Mastiff, darstellt.

Die Reihenfolge der Bewegungen ist:

↑ RH 3 | RV 3,5 | LH 5 | LV 7

↓ LH 2 | LV 3,5 | RH 5 | RV 7

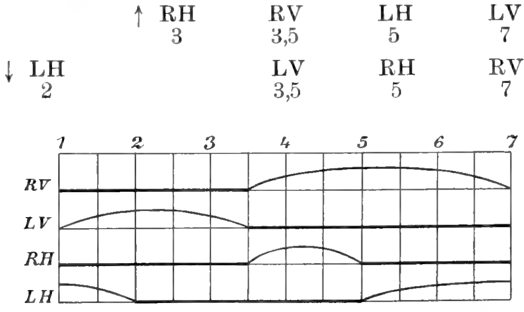


Fig. 22. Angeblicher Trab eines schweren Hundes nach Muybridge.

Daraus geht hervor, daß es sich hier um einen sehr langsamen Trab handelt, der sich noch kaum vom Schritt unterscheidet. Das gleich-

zeitige Vorsetzen der Beine der rechten Seite erinnert dabei an Paßgang. Ein eigentlicher Trab würde erst zustande kommen, wenn die Zeit, während deren die Füße auf dem Boden ruhen, gegenüber der, die sie in der Luft sind, abgekürzt würde. Wie man an dem Schema sieht, wird zwischen den Aufnahmen 3 und 4 das linke Vorderbein niedergesetzt und zugleich das rechte Hinterbein gehoben. Ebenso kommt im Bilde 5 das rechte Hinterbein auf den Boden, während sich das linke hebt. In beiden Fällen müßte, damit eine eigentliche Trabbewegung bestände, die Hebung des betreffenden Fußes dem Niedersetzen des anderen merklich vorangehen, so daß einen Augenblick beide gleichzeitig in der Luft sind. Es würde dann in der Mitte zwischen 3 und 4 und ebenso in 5 der Körper nur von einem Bein gestützt sein, was das Merkmal des Trabens bildet.

Galopp des Hundes. Vom Galopp des Hundes gibt MUYBRIDGE mehrere Aufnahmen (107), eine von einem schweren großen Mastiff und zwei von schnellen Rennern, „racing hounds“.

Auffallenderweise ist die Galoppbewegung bei diesen verschiedenen Rassen durchaus verschieden. Der große Hund galoppiert ebenso wie ein Pferd, die kleinen ganz anders.

Die Zeitfolge, in der die Füße den Boden verlassen und wieder herunterkommen, ist für den großen Hund folgende:

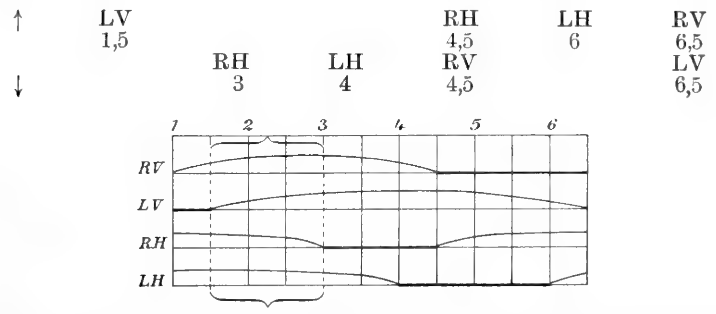


Fig. 23. Galopp eines schweren Hundes nach MUYBRIDGE. Während des durch die Klammern bezeichneten Zeitraumes fliegt der Körper frei.

Man sieht aus dem Schema, daß der Hund von der Mitte zwischen Phase 1 und 2 an mit allen Vieren in der Luft ist, dann kommt zuerst das rechte Hinterbein auf die Erde, kurz darauf das linke Hinterbein und das rechte Vorderbein fast gleichzeitig, und dann endlich, nachdem sich die Hinterbeine schon wieder gehoben haben, das linke Vorderbein.

Diese Folge von Bewegungen entspricht genau dem Linksgalopp eines Pferdes, und es scheint, als hinge diese Uebereinstimmung damit zusammen, daß für ein so großes Tier, wie der Mastiff, der Sprung auf die Vorderbeine, wie ihn die kleinen Hunde, Katzen, Rehe und Antilopen machen, zu anstrengend ist.

Der Galopp der kleineren Hunde unterscheidet sich eben dadurch wesentlich von dem beschriebenen Galopp des Mastiffs und von dem der Pferde, daß er aus einer Reihe von Sprüngen von den Hinterbeinen auf die Vorderbeine besteht. Es ist mir nicht verständlich, wie ZIETSCHMANN (149) demgegenüber zu der Angabe kommt, daß alle Tiere auf die gleiche Weise galoppieren.

Jeder Galoppsprung wird also durch den Abstoß mit den Hinterbeinen eingeleitet, wobei die Vorderbeine und der ganze Körper nach vorn gestreckt werden. So, in langgestreckter Stellung, fliegt der Körper durch die Luft, und kommt auf beide Vorderbeine herunter. Unmittelbar darauf schlagen beide Hinterbeine, die inzwischen unter den Leib gezogen sind, auf die Erde nieder. Die Vorderbeine stoßen ab und strecken sich nach vorn, und indem nun auch die Hinterbeine von neuem abstoßen, beginnt der folgende Galoppsprung.

Man kann diese Bewegung auch so veranschaulichen, daß man sich den Körper des Hundes in zwei Teile, Vorder- und Hinterteil, zerlegt denkt, die jeder eine gleiche Reihe von gleichbeinigen Sprüngen machen, bei denen das Vorderteil stets um einen kurzen Zeitraum voraus ist.

Das Schema dieser Bewegung würde aussehen, wie folgt:

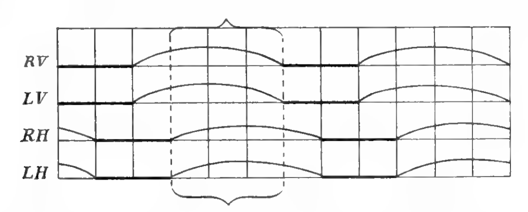


Fig. 24. Galopp eines leichten Hundes. Schema: Beide Vorderbeine werden gleichzeitig gehoben, darauf stoßen beide Hinterbeine ab. Während des durch die Klammern bezeichneten Zeitraumes fliegt der Körper frei, dann kommen erst beide Vorderbeine zugleich, dann beide Hinterbeine zugleich auf den Boden.

Dabei können, nachdem die Vorderbeine aufgesetzt sind, die Hinterbeine so weit nach vorn gebracht werden, daß sie über die Vorderbeine hinaus greifen.

Dies ist bei den von Muybridge (107) aufgenommenen Rennhunden im allerstärksten Grade der Fall und zwar dadurch, daß die Vorderbeine schon ihre Stellung verlassen, und zum neuen Sprung übergehen, ehe die Hinterbeine auf den Boden kommen. Das Schema für diese Bewegung gestaltet sich also folgendermaßen:

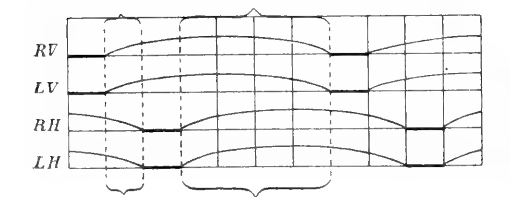
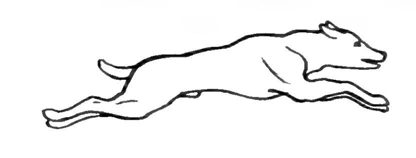


Fig. 25. Renngalopp eines leichten Hundes. Schema: Während des durch die kleinere Klammer bezeichneten Zeitraumes haben die Vorderbeine den Boden verlassen, ehe die Hinterbeine ihn berühren.

Wie man sieht, schiebt sich dadurch zwischen je zwei eigentliche Galoppsprünge, die von den Hinterfüßen auf die Vorderfüße und mit langgestrecktem Körper gemacht werden, ein kleiner Zwischensprung ein, der dadurch entsteht, daß die Vorderbeine schon wieder abspringen, noch ehe die Hinterbeine auf den Boden kommen. Während dieses Sprunges ist der Körper des Hundes zusammengebogen, die Vorderbeine sind noch vom Abstoß her aufs äußerste rückwärts gestreckt, während die Hinterbeine noch soweit wie möglich nach vorn ausgreifen (Fig. 26 u. 27).

Dadurch wird diese Gangart ziemlich verwickelt, um so mehr, da die beiden Vorderbeine und die beiden Hinterbeine nicht vollkommen gleichzeitig arbeiten. Die Unterschiede in dieser Beziehung hängen offenbar von Zufälligkeiten ab, da man findet, daß bei einem Schritt die Reihenfolge von der beim nächsten abweicht. Im ganzen



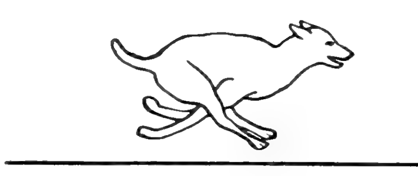


Fig. 26. Stellungen eines rennenden Hundes nach MUYBRIDGE. Die obere Figur ist die Stellung des Hauptsprunges (von den Hinterbeinen auf die Vorderbeine), die untere die des Zwischensprunges (von den Vorderbeinen auf die Hinterbeine). Der zweite entspricht der kleinen, der erste der großen Klammer im Schema Fig. 25 und Fig. 27.

darf eben deswegen die Tätigkeit beider Vorderbeine und die beider Hinterbeine als gleichzeitig angenommen werden.

Die tatsächlichen Verhältnisse bei den von MUYBRIDGE aufgenommenen Hunde, die mit 10—12 m Geschwindigkeit liefen, sind aus folgenden Zahlen zu ersehen:

↑		LV $1\frac{1}{2}$		RV $2\frac{1}{2}$	×		RH $4\frac{1}{2}$		LH $5\frac{1}{2}$	=			RV LV $8\frac{1}{2}$
↓	LV 1		RV 2			RH 4		LH 5			RV 7	LV 8	

× Bedeutet die zusammengekauerte, = die gestreckte Haltung.

Fig. 27. Zeitverhältnisse beim Renngalopp eines leichten Hundes, nach MUYBRIDGE. ⏟ bezeichnet den Zwischensprung, ⏟ bezeichnet den Hauptsprung.

Zeitlich dauert also der gekrümmte Zwischensprung ebenso lange wie der gestreckte Hauptsprung, aber räumlich reicht der Hauptsprung viel weiter.

Ferner ist zu beachten, daß trotz gewisser Unregelmäßigkeiten zu erkennen ist, daß die Beine im allgemeinen in einer Kreisfolge tätig sind, was dem Befunde bei anderen Tierarten entsprechen würde.

β) Ursidae. Eine besondere Stellung nehmen unter den Raubtieren, hinsichtlich der Bewegungsweise, die Bären ein, die daher auch als Sohlengänger, Plantigradae, von den übrigen unterschieden werden.

Diese Eigentümlichkeit ist am stärksten bei den eigentlichen Bären entwickelt. Uebergänge finden sich bei den Kleinbären (Procyonidae) und den Mardern (Mustelidae) und Dachsen (Melinae).

Mit dieser Eigenschaft hängt es ohne Zweifel zusammen, daß die Bären sich sehr gut auf den Hinterbeinen aufrecht stehend bewegen können. Ihre Vorderextremitäten haben wahrscheinlich eben dadurch einen hohen Grad von Freiheit zur Supination erlangt, und können deshalb ganz ähnlich wie menschliche Hände benutzt werden.

Ueber die Gangart der Bären auf allen Vieren scheint nichts Genaueres bekannt zu sein. Der Lauf wird allgemein als Trab bezeichnet, soll aber so schnell sein können, daß man doch wohl auch Galopp annehmen muß. Ob dieser Galopp nach Art der Pferde oder nach Art der Hunde vor sich geht, oder ob zwischen größeren und kleineren Bären in dieser Beziehung ein Unterschied ist, muß dahingestellt bleiben.

Viele Bärenarten, namentlich die kleineren und leichteren sind ausgezeichnete Kletterer, von den größten Arten, namentlich vom amerikanischen grauen Bären, ist bekannt, daß er nicht klettert.

γ) Procyonidae. Die Kleinbären, Waschbär (*Procyon*), Nasenbär (*Nasua*), Katzenbär (*Aelurus*), Wickelbär (*Cercoleptes*), sind zwar auch Sohlengänger, haben aber gleichzeitig sehr weit gespaltene Zehen, durch die ihre Füße zum Klettern und die Vorderfüße zum Greifen und Fassen geschickt sind. Die Bewegung des Wickelbärs zeichnet sich, wie schon der Name sagt, durch die Mitwirkung des Wickelschwanzes aus.

Der Gang des Waschbären ist nach Muybridges Aufnahmen dadurch auffällig, daß die Hinterhand viel höher steht als die Vorderhand, so daß es den Eindruck macht, als müßten die Schritte der Hinterbeine viel länger sein als die der Vorderbeine (107). Diese strecken sich aber in voller Länge nach und reichen dann ebensoweit wie die Hinterbeine. Das Schema gibt Fig. 28.

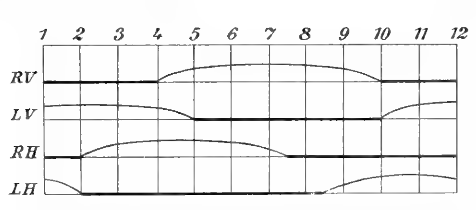


Fig. 28. Gang des Waschbären nach Muybridge.

Der Dachs muß deswegen in der vergleichenden Bewegungslehre besonders erwähnt werden, weil sein Kiefergelenk im Gegensatz zu allen anderen Gelenken der Wirbeltiere ein sogenanntes geschlossenes Gelenk ist, da die Gelenkpfanne den Gelenkkopf mit zwei Knochenwülsten von vorn und hinten so umfaßt, daß er sich selbst vom mazerierten Schädel nicht loslöst.

Ueber den Gebrauch der Extremitäten bemerkt S. Pietowski (114), daß die Vorderpfoten beim Wühlen ausschließlich benutzt werden, während die Hinterpfoten die ausgeschaufelte Erde weiter nach hinten werfen.

d) Felidae. Die Gangarten der Katzen entsprechen im allgemeinen denen der Hunde. Sie sind ausgesprochene Zehengänger.

Eine besondere Vorrichtung schützt die Krallen vor Abnutzung auf der Erde, nämlich das sogenannte Krallenband, ein elastisches Band, das sich von der zweiten Phalanx dorsalwärts an die Endphalanx heftet und diese im rechten Winkel dorsalflektiert hält, solange der Flexor, dessen Sehne an der Endphalanx von der Volarseite angreift, die Endphalanx mit der Kralle in die gestreckte Stellung zieht (Fig. 29).

Ihrer ganzen Lebensweise nach sind die Katzen mehr auf sprungartige Bewegung angewiesen als auf länger dauerndes Laufen. Eine Ausnahme macht in dieser Beziehung vielleicht der Gepard, dessen lange Beine ihm Aehnlichkeit mit dem Windhund geben, und der bekanntlich auch zu Jagdzwecken nach Art eines Windhundes gebraucht wird. Selbst der Gepard erhascht aber seine Beute meist mit wenigen sehr großen und schnellen Galoppsprüngen (63). Die übrigen Katzen verlassen sich auf einen einzigen Sprung, nachdem sie sich der Beute durch Anschleichen hinreichend genähert haben. Die Bewegungen beim Schleichen weichen sehr von der gewöhnlichen Gangart ab, indem alle Extremitäten stark gebeugt und nach vorn und hinten auseinandergestellt werden, so daß der Körper dicht an die Erde geschmiegt wird. Vor dem Sprunge kauert sich dann das Tier zusammen. Der Löwe soll unmittelbar vor dem Sprunge den Schwanz mehrmals senkrecht in die Höhe schnellen. Infolge dieser Angriffsweise sind die Katzen in hohem Grade befähigt, unmittelbar aus der Ruhe heraus gewaltige Sprünge zu machen.

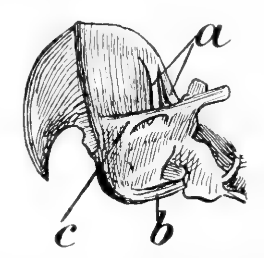


Fig. 29. Krallenbänder des Löwen nach R. OWEN. *a*, *c* Krallenbänder, *b* Flexorensehne.

Die Sprungweite der großen Katzen, des Löwen und Tigers, ist vielfach überschätzt worden, nach SANDERSON (120, p. 278) springen Tiger höchstens 5 m weit. Da eine Katze, die 4—5mal kleiner ist als ein Tiger, Sprünge von 3 m machen kann, ist hier ein sehr gutes Beweismaterial für den von BORELLI aufgestellten Satz gegeben, daß die kleineren Tiere verhältnismäßig größere Sprünge machen können als die größeren. FAYRER (37) erklärt, die größten Tiger erreichten wenig über 10 Fuß englisch = 3 m Länge.

Klettern der Katzen. Es ist ferner zu erwähnen, daß besonders die kleineren Katzen ausgezeichnet klettern und zum Teil geradezu als Baumtiere bezeichnet werden dürfen. Beim Klettern leisten ihnen die Krallen wesentliche Dienste. Im Gegensatz zu den Bären und Hunden haben die Katzen scharfe Krallen, weil diese durch das Krallenband für gewöhnlich in zurückgebogener Stellung gehalten werden und nur zum Gebrauch beim Klettern oder bei der Jagd vorgestreckt werden. Die kleineren Katzen können sich sehr leicht mit den Krallen an Baumrinde und ähnlichen Stoffen festhalten, je größer und schwerer die Tiere, desto weniger können sie sich im Verhältnis auf ihre Krallen verlassen. Es gilt hier, wie überall in der Festigkeitslehre ein Grundsatz, der dem BORELLIschen Satz vom Sprunge analog ist (vgl. p. 37 und 38).

Die größte Katzenart, die gewohnheitsmäßig klettert, ist der Jaguar. SANDERSON (120, p. 280) gibt an, häufig Bäume gesehen zu haben, die selbst in über 4 m Höhe Spuren von Tigerkrallen trugen, weil, wie er vermutet, Tiger sich mit Emporspringen und Festhalten

an Bäumen üben. Insbesondere sollen sie hierzu eine besondere Baumart, *Buttea frondosa*, aufsuchen, mit weicher Rinde, aus der bei Verletzung blutroter Saft fließt.

Sanderson bezweifelt nicht, daß die Tiger sehr gut klettern können, erklärt aber, daß sie es jedenfalls sehr selten tun.

Drehung der fallenden Katze. Die sprichwörtliche Lehre, daß „eine Katze immer auf die Füße fällt", ist von Marey (97) einer genauen Prüfung unterzogen worden. Zunächst wurde festgestellt, daß, wenn man eine Katze 1 m hoch über dem Boden an allen Vieren mit dem Rücken nach unten festhält und plötzlich losläßt, die Katze tatsächlich während des Fallens eine Drehung in der Luft ausführt, so daß sie mit allen Vieren nach unten auf dem Boden ankommt. Diese Tatsache steht in scheinbarem Widerspruch mit dem Grundsatze aus der Mechanik, daß ein freischwebendes System durch nur innerhalb des Systems wirkende Kräfte nicht in Drehung versetzt werden kann. Eben wegen dieses scheinbaren Widerspruches hat sich Marey zur Untersuchung des Vorganges veranlaßt gesehen. Der Widerspruch beruht nur auf einer ungenauen Auffassung des Begriffes der Drehung. Die genauere Fassung des angeführten Grundsatzes besagt nämlich nur, daß die Summe der Drehungen, die die Teile eines freischwebenden Systems in jedem Augenblicke ausführen, gleich Null ist, und die Größe der Drehung wird nicht, wie im gewöhnlichen Leben, nur durch Winkelgrößen gemessen, sondern durch die Fläche des Sektors, den der Radius beschreibt, der den gedrehten Teil des Systems mit dem Drehpunkt verbindet. Wenn in einem freischwebenden System zwischen seinen einzelnen Massen wirkende Kräfte Drehbewegungen der einzelnen Massen um den Gesamtschwerpunkt hervorrufen und die Drehungen in einer Richtung positiv, in der entgegengesetzten negativ gerechnet werden, ist die Summe der Sektorenflächen, die die Radien vom Gesamtschwerpunkt zu den einzelnen Massenschwerpunkten beschreiben, stets gleich Null. Aus dieser Fassung des Satzes geht hervor, daß ein Teil des freischwebenden Systems allerdings durch innere Kräfte im System gedreht werden kann, daß aber gleichzeitig eine Gegendrehung anderer Teile stattfinden muß, und zwar so, daß die betreffenden Sektorenflächen gleich werden. Wenn nun die eine Masse sehr nahe am Gesamtschwerpunkt liegt, die andere sehr weit, so werden die Sektorenflächen gleich sein, wenn die erste einen großen, die zweite einen kleinen Dre-

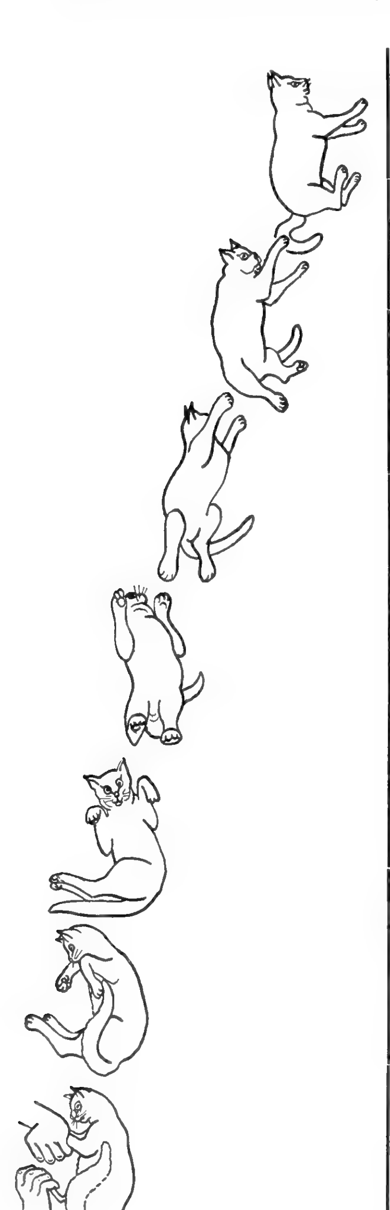


Fig. 30. Stellungen einer fallenden Katze nach Augenblicksbildern von Marey.

hungswinkel durchlaufen hat. Rechnet man also die Drehungen, wie es im gewöhnlichen Leben geschieht, nur nach dem zurückgelegten Winkel, ohne Rücksicht auf die Entfernung der bewegten Massen vom Drehpunkt, so kommt man zu dem Ergebnis, daß die erste Masse eine große, die zweite eine kleine Drehung ausgeführt hat. Kehrt man nun das Entfernungsverhältnis der Massen vom Schwerpunkt um, so wird umgekehrt die erste Masse einen kleinen, die zweite einen großen Drehungswinkel zurücklegen, und die Summe der beiden Vorgänge, nur nach dem Winkel bemessen, wird eine Drehung des ganzen Systems sein, während für die nach der Größe der Sektorenflächen bemessene Drehung die Summe Null ist.

Nach dieser Betrachtung ist auch die Drehung der fallenden Katze zu beurteilen. Sie widerspricht also keineswegs dem sogenannten „Flächensatz", sondern man kann deutlich sehen, wie im ersten Augenblick des Fallens das Vorderteil, mit eng an den Leib gezogenen, also dem Gesamtschwerpunkt genäherten Vorderbeinen, eine große Winkeldrehung nach unten macht, während sich das Hinterteil mit weit seitlich fortgestreckten Beinen und Schwanz um einen kleinen Winkel in der entgegengesetzten Richtung dreht. Dann werden plötzlich die Vorderbeine weit ausgestreckt, Hinterbeine und Schwanz dagegen angezogen, und während die Vorderbeine sich nur um einen sehr kleinen Winkel zurückdrehen, kommen die Hinterbeine nach unten.



Fig. 31. Stellungen des Schwanzes der Katze während des Fallens, nach MAREYs Augenblicksbildern. Ansicht von hinten, Reihenfolge von links nach rechts.

Selbstverständlich liegt in diesem Bewegungsvorgang nichts, das etwa der Katze eigentümlich wäre. Ein Affe oder irgendein anderes an Springen und Klettern gewöhntes Tier würde die Drehung in ganz derselben Weise ausführen, und der Vorgang ist nur deswegen gerade an dieser Stelle besprochen worden, weil er bei den Katzen am besten bekannt und sorgfältig untersucht ist.

g) Bewegung der Insektenfresser (Insectivora).

Die Insektenfresser werden als Ordnung unter anderen Kennzeichen auch durch ihre Bewegungsform unterschieden, da sie Sohlengänger sind.

Unter den Bewegungen der Insektenfresser ist der Mechanismus (112, Bd. 3, p. 18) der Einrollung beim Igel hervorzuheben, der auf der Tätigkeit der Hautmuskulatur beruht. Der ganze Rücken des Igels ist von einer kappenartigen Muskelhaut überzogen, deren Fasern kreisförmig verlaufen, und der daher auch Orbicularis genannt wird. Von der Nase her über die Stirn, vom Brustbein her zu beiden Seiten des Halses und vom Schwanz her längs der Wirbelsäule, sind an den Randteil des Orbicularis Muskelbündel angeheftet. Wenn das Tier sich einrollen will, krümmt es seinen Körper zusammen und zieht durch die beschriebenen Muskelbündel den Rand des Orbicularis über die Stirn und die Schwanzwurzel herab. Wenn sich nun die besonders stark entwickelten äußersten Randfasern des Orbicularis zusammenziehen, schnüren sie gewissermaßen den Körper in dem vom Orbicularis gebildeten Sack ein, so daß er bei tonischer Zusammenziehung des gesamten Orbicularis eine pralle Kugel bildet (Fig. 32).

Nach GILBERT WHITE (145, p. 79) fehlt diese Fähigkeit den Igeln im Alter von 5—6 Tagen und wird erst später ausgebildet.

Zum Entrollen bedarf es nur der Erschlaffung des Ringmuskels, der dann über den sich streckenden Rücken wieder hinaufschlüpft. Ueber das Laufen des Igels gibt Brehm an, daß er, verfolgt, etwa 2 m in der Sekunde zurücklegt (14).

Eine ganz eigenartige Bewegungsform bieten die Maulwürfe dar, die in leichtem Boden sich durch die Erde fast wie ein Fisch im Wasser bewegen können. Knochengerüst und Muskulatur des Vorderkörpers sind für die Schaufelarbeit der Vordergliedmaßen ausgebildet. Das Ligamentum nuchae ist verknöchert, viele Schultermuskeln besonders stark entwickelt, und namentlich auch ein seitlicher Hautmuskel als Zurückzieher der vorderen Extremität oder Vorzieher der hinteren Extremität ausgebildet (112). Brehm (14) sagt, daß die Maulwürfe in ihren Gängen etwa 2 m und, wenn sie auf ebenem Boden verfolgt werden, bis 3 m in der Sekunde laufen können.

Die dritte Familie der Insektenfresser, die Spitzmäuse, schließen sich, ihren Bewegungen nach, an die eigentlichen Mäuse an. Einige Arten haben die Bewegungsform der Springmäuse, andere die der Eichhörnchen.

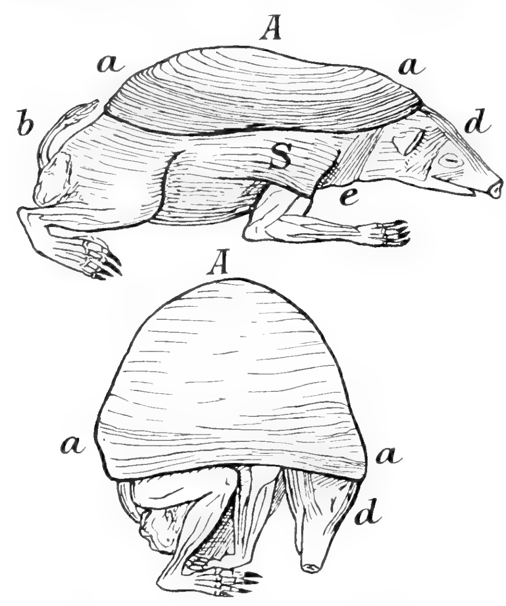


Fig. 32. Mechanismus der Einrollung beim Igel nach R. Owen. *A* Muskelhaut, *aa* Fasern des Orbicularis, *b, S, d, e* herabziehende Muskelbündel von Schwanz, Schulter, Hals, Nase aus.

h) Nagetiere (Rodentia).

Die Ordnung der Nager vereinigt Tierarten, die sich in der Bewegungsweise erheblich voneinander unterscheiden, ohne daß ganz besondere Eigentümlichkeiten zu verzeichnen wären.

Unter den Halbhufern ist zu erwähnen das *Paca* oder Wasserschwein, von dessen Bewegung Muybridge eine Reihenaufnahme gibt (107). Es unterscheidet sich in seiner Gangart nicht wesentlich von anderen Vierfüßern, nur daß das Auseinanderspreizen und Zusammenfallen der Zehen beim Auftreten und beim Abheben auffällt. Das Schema ist nach der Aufnahme von Muybridge folgendes:

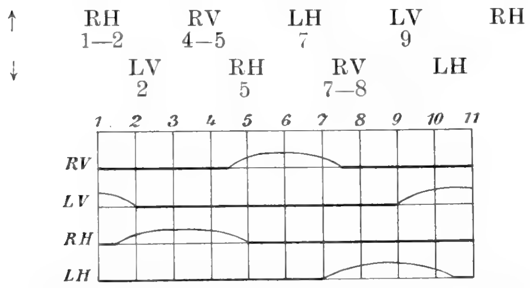


Fig. 33. Gangart des Wasserschweins nach Muybridge.

Unter den Leporiden sind die Hasen als schnelle und ausdauernde Läufer sprichwörtlich bekannt. Ihr Lauf ist ein Galopp, der dem der Hunde und Katzen entspricht, also hauptsächlich aus Sprüngen von den langen und starken Hinterbeinen auf die Vorderbeine besteht. Wie aus den Spuren zu erkennen, werden dabei die Vorderbeine nicht genau gleichseitig bewegt, die Hinterfüße dagegen werden nebeneinander aufgesetzt. Hasen und Kaninchen zeigen dieselbe „hoppelnde“ Gangart auch bei langsamerer Bewegung, seltener einen Schritt, bei dem die Beine einzeln bewegt werden. In Australien sollen die dorthin eingeschleppten Kaninchen im Busch das Klettern erlernt haben, so daß sich auch der Bau ihrer Füße dieser Tätigkeit angepaßt hat (135).

Hervorzuheben ist ferner, daß die Leporiden, ebenso wie die kleineren Nager, Mäuse, Eichhörnchen u. a. mit Vorliebe Hockstellung annehmen und dabei die Vorderfüße in gewissem Grade als Hände gebrauchen.

Die Springmäuse sind schon durch die Benennung Dipodidae als eigentliche Zweifüßer gekennzeichnet.

Innerhalb dieser Familie finden sich verschiedene Abstufungen in der Anpassung des Körperbaues an die Sprungbewegung (63).

Bei den südafrikanischen Springhasen (*Pedetes caffer* PALL.) ist die Bewegung auf allen Vieren noch möglich. Die Zehen der Hinterfüße haben jede einen eigenen Mittelfußknochen und treten alle vier auf. Der mit langer Behaarung versehene Schwanz dient noch kaum als Stütze, sondern allenfalls als Steuer beim Sprunge.

Bei *Alactaga jaculus* BRDT. aus Sibirien berühren die äußere und innere Zehe des Hinterfußes nicht den Boden, und die 3 mittleren Zehen sind an einem gemeinsamen Tarsalknochen befestigt, wie es sonst bei den Vögeln der Fall ist.

Endlich die kleinsten, eigentlichen Springmäuse haben Hinterbeine, die 6mal so lang sind wie die Vorderbeine, so daß sie stets auf den Hinterbeinen allein stehen. Der Tarsus ist auf einen einzigen langen Knochen beschränkt, der Schwanz sehr muskulös und als Stützorgan ausgebildet. Die Fußwurzel ist fast ausschließlich auf das Fersenbein eingeschränkt. Das Nagelglied der Zehen ist mit einem Schwielenpolster und starrer, bürstenähnlicher Behaarung ausgestattet. Die Springmäuse sollen über 1 m hoch senkrecht emporspringen können, also das Zehnfache ihrer eigenen Größe, und bestätigen demnach sehr handgreiflich den BORELLIschen Satz, daß kleinere Tiere verhältnismäsig höher springen als große. Nach PETTIGREW (113) springen sie 2,75 m weit und erreichen so große Geschwindigkeit, daß sie ein Pferd kaum einholt.

Ueber die Ortsbewegung der Nager ist noch eine Beobachtung anzuführen, die COLIN STEWART (132) gelegentlich von Versuchen zu anderem Zwecke gemacht hat. Er hielt Ratten in Käfigen mit Treträdern, in denen sie nach Belieben laufen konnten. Die Treträder waren mit Zählwerken versehen. Es zeigte sich, daß die Ratten im Laufe jeder Nacht durchschnittlich 16 km im Tretrad liefen. Eine der Ratten lief im Durchschnitt von 10 Tagen sogar 23 km.

i) Klippschliefer (Lamnungia).

Eine besondere Ordnung im zoologischen System bilden die Klippschliefer, obgleich sie nur zwei Gattungen umfaßt. Unter ihren Kennzeichen nimmt der Bau der Füße eine hervorragende Stelle ein. Die Vorderfüße sind vierzehig, jede Zehe trägt einen kleinen Huf, die Hinterfüße haben zwei Zehen mit Hufen und medialwärts eine dritte Zehe mit einer Kralle.

Das dazwischen gelegene Ballenpolster bildet eine Art Saugscheibe, die durch den M. palmaris longus in Tätigkeit gesetzt werden kann. Diese Einrichtung soll dem Klippschliefer erlauben, an glatten senkrechten Steinwänden emporzulaufen. Gefangene Klippschliefer sollen dies auch an Türen und Zimmerwänden können (104).

k) Rüsseltiere (Proboscidea).

Unter den Rüsseltieren, die öfter auch nach den Bewegungsorganen als „Vielhufer“ bezeichnet werden, sind die Elefanten als die größte jetzt lebende Säugetierart vom Standpunkt der vergleichenden Bewegungslehre besonders bemerkenswert. Miall (101) gibt eine Uebersicht über die Myologie mit Berücksichtigung der Literatur.

Ihre Größe ist zwar nach Sanderson sehr oft überschätzt worden, doch hat er selbst Exemplare gemessen, die fast 10 englische Fuß, also 3 m an der Schulter maßen. Der afrikanische Elefant soll noch etwas größer werden.

Das Körpergewicht eines ausgewachsenen Elefanten wird von Brehm auf 4000 kg geschätzt (14). Man kann hier den Vergleich mit einem Pferde machen, indem man rechnet, daß ein Pferd von 400 kg bei linearer Verdoppelung seiner Größe erst 3200 kg wiegen würde.

Dem Satze entsprechend, daß mit der Größe die Masse in der dritten Potenz zunimmt, bedarf ein so großes Tier, wie der Elefant, gewaltiger Knochen, um seine Körperlast zu tragen. Diesem Zweck entspricht auch die Stellung der Gliedmaßen, die, statt wie bei anderen Vierfüßern winklig, annähernd gerade als senkrechte Tragesäulen gestellt sind. Die Elefanten sind, wie Heck (63, p. 745) bemerkt, nur halbe Zehengänger, denn die Körperlast verteilt sich auf das Polster der „Sohle“, während die Zehen, auseinanderweichend, nur den Rand der gesamten Stützfläche bilden. Nach Colin ist die Schrittlänge eines Elefanten, dessen Füße in der Ruhestellung 80 cm voneinander stehen, etwa 190 cm (24).

Seiner Schwerfälligkeit entsprechend hat der Elefant (120, p. 68) nur eine einzige Gangart, den Schritt, kann aber auf kurze Strecken bis zu 7 m Geschwindigkeit erreichen. Die Schrittbewegung nähert sich der des Paßganges, indem das Hinterbein jeder Seite nur ganz kurze Zeit vor dem gleichseitigen Vorderbein in Bewegung gesetzt wird. Ueber die Muskeltätigkeit macht Marey (94) nähere Angaben.

Besonders hervorzuheben ist, daß weder beim Gang noch bei anderen Bewegungsformen jemals alle 4 Füße zugleich vom Boden gelüftet werden. Der Elefant ist nicht imstande auch nur den kleinsten Sprung zu tun, nicht einmal in wagerechter Richtung. Ein Graben, dessen Breite die Länge eines Schrittes, die etwa 2 m beträgt, übertrifft, bildet daher für Elefanten ein unüberwindliches Hindernis.

l) Vielhufer (Perissodactyla).

Im Gegensatz zum Elefanten wird vom Rhinozeros berichtet, daß es „wie ein Gummiball springen“ könne (110). Nach Colin (24) ist auch der Fuß beim Rhinozeros und Nilpferd darin von dem des Elefanten abweichend gebaut, daß 3, beim Nilpferd nur 2, Phalangen, die gegeneinander merklich beweglich sind, als elastische Stützpunkte dienen.

m) Zweihufer (Artiodactyla).

α) Wiederkäuer (Ruminantia). Die Wiederkäuer umfassen zahlreiche, in der Bewegungsweise sehr verschiedene Tierformen, deren Gangart am besten mit Beziehung auf das besprochen werden

kann, was beim Pferde über die verschiedenen Gangarten der Vierfüßer überhaupt gesagt werden soll.

Ueber die Gangart des Dromedars macht COLIN (24, p. 432) Angaben, die nicht gut miteinander vereinbar sind. Bei langsamem Gange soll der Hinterfuß auf dem Boden stehen, während der Vorderfuß derselben Seite sich hebt, was der allgemeinen Regel für den Gang der Vierfüßer vollkommen entsprechend wäre. Dagegen bemerkt COLIN zwei Zeilen weiter, daß die langsame Bewegung ein Mittelding zwischen Paßgang und Schritt sei.

Bei irgend schnellerer Bewegung, sagt COLIN mit Bestimmtheit, fällt das Dromedar in den Paß. Dem widerspricht, daß MUYBRIDGE eine Aufnahme, allerdings vom zweihöckerigen Kamel, bringt, in der es genau wie ein Pferd galoppiert.

Diesen Aufnahmen entspricht folgendes Schema:

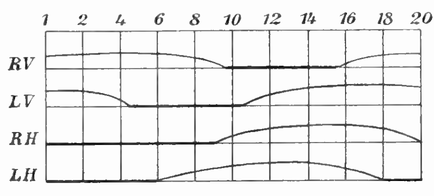


Fig. 34. Galopp des Kamels nach MUYBRIDGE.

Bei Dromedar und Kamel noch mehr als bei den Rindern ist die Schwerfälligkeit beim Niederlegen und Aufstehen auffällig. Beim Niederlegen werden erst die Vorderbeine geknickt, das Tier „fällt in die Knie“, dann werden die Hinterbeine vorgeschoben und ebenfalls geknickt, das Tier läßt sich vorn nieder und endlich läßt es auch die Oberschenkel auf den Boden hinab. In der umgekekrten Reihenfolge vollzieht sich das Aufstehen.

Vortreffliche Abbildungen von den Stellungen des Dromedars gibt WALTON (141), der auch die Lage der Fußspuren bei verschiedenen Gangarten abgebildet hat, leider aber ohne weitere Erläuterung, als daß die Bezeichnung der betreffenden Beine hingeschrieben ist. Ueber die Geschwindigkeit, die Dromedare und Kamele auf längere Strecken erreichen, sind bei BREHM (14) und bei OLSHAUSEN (109) zahlreiche Angaben zusammengestellt.

Die Aufnahmen von MUYBRIDGE (107) von Rind und Kamel sind nicht recht faßlich, da die Schrittperioden während der Aufnahme gewechselt zu haben scheinen.

Von der Giraffe sagt COLIN (24), daß sie dieselben Bewegungen mache wie das Dromedar, also bei langsamerem Gange unvollkommenen Paß gehe, der sich nach COLIN der Zeitfolge des Trabes nähert, bei schnellerer Bewegung einem ausgesprochenen Paß.

β) Hirsche (Cervidae). Man sollte meinen, daß so nahe verwandte und einander so ähnliche Tiere wie die Traguliden, Cerviden, Antilopen, Schafe und Ziegen gleiche Gangart haben müßten. Das ist aber durchaus nicht der Fall. Zwar in Schritt und Trab folgen sie gemeinsam den Regeln, die weiter unten bei den Gangarten des Pferdes angegeben werden, aber im Galopp bestehen offenbar wesentliche Unterschiede.

MUYBRIDGE gibt Aufnahmen vom Damhirsch, vom virginischen Hirsch und von der Hausziege, die nach seiner Angabe Galopp darstellen, bei denen aber ein eigentlicher Galoppsprung fehlt, und auch die gleichzeitige Tätigkeit zweier diagonal gestellter Extremitäten, die den Galopp des Pferdes bezeichnet, nicht hervortritt. Dies ist darauf

zurückzuführen, daß **wenigstens die kleineren unter den angeführten Tierarten auf dieselbe Weise galoppieren wie Hunde und Katzen**, d. h. durch Sprünge von den Hinterbeinen auf die Vorderbeine. Den Beweis hierfür gewährt schon der bloße Anblick flüchtiger Rehe oder gar Gemsen, es sei aber aus mehreren Aufnahmen von Muybridge, die diese Gangart unwiderleglich zeigen, noch beifolgendes Schema beigebracht:

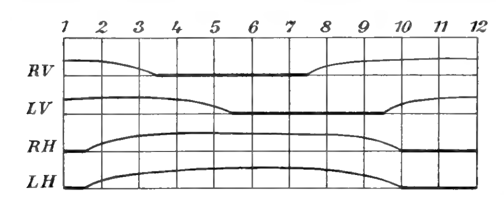


Fig. 35. Galopp einer Gazelle nach Muybridge. Zwischen den Aufnahmen 2 und 3 liegt der Hauptsprung von den Hinterbeinen auf die Vorderbeine. Etwas vor der 10. Aufnahme haben beide Vorderbeine von neuem abgestoßen, die Hinterbeine kommen aber erst in der Aufnahme 10 auf den Boden. Es ist also hier ein kleiner „Zwischensprung".

Ebenso wie beim Hunde im schnellsten Rennlauf verlassen auch bei Rehen und Antilopen die Vorderbeine den Boden wieder, ehe noch die Hinterbeine angekommen sind. Es wird also zwischen je zwei Hauptsprüngen, die von den Hinterbeinen aus auf die Vorderbeine gemacht werden, ein Zwischensprung von den Vorderbeinen auf die Hinterbeine eingeschoben. Ein solcher Sprung ist aus nachfolgendem Schema zu erkennen, das einen Teil der Galoppbewegung eines Damhirsches darstellt.

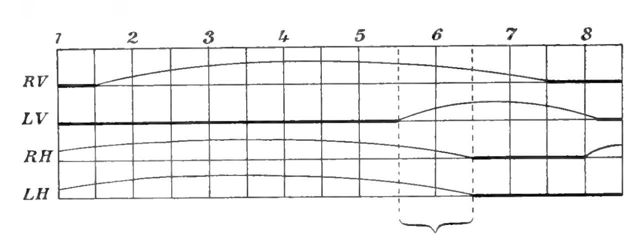


Fig. 36. Galopp des Damhirsches nach Muybridge.

Bei nicht sehr schnellem Lauf fällt nun, wie es scheint, zuerst der Hauptsprung fort, indem ein Vorderbein am Boden bleibt, und die Gangart nähert sich dann insofern dem Galopp des Pferdes, als nach der Periode des freien Schwebens die Hinterfüße zuerst auf den Boden kommen. Doch bleibt der große Unterschied bestehen, daß die beiden Hinterbeine nahezu gleichzeitig tätig sind.

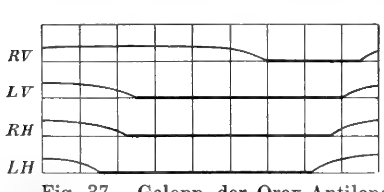


Fig. 37. Galopp der Orex-Antilope nach Muybridge.

Ganz im Gegensatz hierzu zeigt eine Aufnahme von Muybridge, daß die Orex-Antilope genau wie das Pferd galoppiert.

Es scheint demnach, wie sich auch schon beim Galopp des Hundes herausgestellt hat, daß es im wesentlichen **von der Größe und Schwere des Tieres abhängt, welche Form des Galopps es annimmt.**

n) Bewegung des Pferdes (Ungulata).

Von allen Tieren ist in bezug auf seine Bewegungsweise das Pferd am genauesten untersucht worden (149), und die Erörterung über die Gangarten des Pferdes darf daher für die Darstellung des Ganges der Vierfüßler im allgemeinen als Lehrbeispiel dienen.

α) Stehen des Pferdes. Zunächst sind die Bedingungen des Stehens beim Pferde am besten bekannt. Es gelten für diese Betrachtung die oben besprochenen allgemeinen Grundsätze (s. oben p. 69). Als starre Masse betrachtet, steht der Körper des Pferdes bei der gewöhnlichen Haltung so, daß er auf den vier Füßen ruht, die ein Viereck von etwa 1—1,4 m Länge und 0,25 m Breite als Unterstützungsfläche einschließen. Etwa 1 m darüber ist der Gesamtschwerpunkt des Körpers, der im Sagittaldurchmesser durch den Processus xiphoideus liegt, und zwar etwa zweimal soweit von der Rückenfläche wie von der Brustfläche (vgl. Fig. 13 p. 69).

Durch Versuche, bei denen Pferde mit den Vorderfüßen und Hinterfüßen je auf eine Wage gestellt wurden, über die Colin berichtet, zeigte sich, daß bei der gewöhnlichen Haltung ein Pferd von 384 kg die vordere Wage mit 210, die hintere mit 174 kg belastete. Es fallen also etwa 55 Proz, des Gewichts auf die vorderen und 45 Proz. auf die hinteren Gliedmaßen. Bei veränderter Haltung, namentlich beim Vorwärts- oder Rückwärtsstrecken des Kopfes und Halses, konnte die Belastung der vorderen Wage von 218 auf 200 kg verändert werden (24).

Was den Aufbau des stehenden Pferdekörpers in sich betrifft, so wird angegeben, daß die Pferde sich von den anderen vierfüßigen Tieren dadurch unterscheiden sollen, daß bei ihnen das Stehen fast ohne Muskeltätigkeit, durch bloße Spannung von Bändern möglich ist (34). Tatsächlich stehen manche Pferde dauernd und legen sich auch zum Schlafen nicht. Dies ist aber durchaus nicht allgemein, und andere Einhufer, z. B. Esel, legen sich bei jeder Gelegenheit nieder.

Die Theorie des Stehens der Pferde von dem angegebenen Gesichtspunkt aus kann nicht, wie die des menschlichen Stehens, die in früherer Zeit auch von diesem Standpunkt aus durchgearbeitet worden ist, als veraltet von der Hand gewiesen werden. Wie mir Herr Geheimrat Munk versichert, hat er nämlich von dem verstorbenen Prof. Möller den Versuch ausführen sehen, einen Pferdekadaver, der natürlich keine Muskeltätigkeit mehr ausübt, stehend ins Gleichgewicht zu bringen. Es ist dazu nur an einer Stelle, nämlich an der Kniescheibe eine künstliche Feststellung erforderlich. Da gegen diesen Versuch schwerlich etwas einzuwenden ist, muß die ganze Theorie als begründet angesehen werden.

Die Theorie umfaßt den Nachweis, daß die vordere Extremität den Körper als starre Stütze tragen kann, und daß bei der hinteren nur der Quadriceps cruris in geringem Grade gespannt sein muß, damit die Extremität ebenfalls als starre Säule den Körper trage.

Der vordere Teil des Rumpfes ist zunächst zwischen den Schulterblättern an den Muskeln, insbesondere dem Serratus magnus aufgehangen. Diese Muskeln tragen den Körper auch ohne Zusammenziehung vermöge rein elastischer Spannung. Wesentlich ist, daß die Form des Schulterblattes und der Muskeln es mit sich bringt, daß die

Last des Körpers sich auf einen Punkt des Schulterblattes vereinigt, der schwanzwärts vom Schultergelenk, senkrecht über dem Vorderhuf gelegen ist. Schulterblatt und Humerus bilden einen nach hinten offenen Winkel von etwa 100°. Die übrigen Knochen des Vorderbeins stehen nahezu senkrecht aufeinander als eine feste Säule. Unter der Last des Körpers müßten nun Schulterblatt und Humerus zusammenklappen, wenn der erwähnte Winkel nicht dauernd offen gehalten würde. Dies soll dadurch bewirkt werden, daß der Biceps, dessen proximale Sehne als Strecksehne über das Schultergelenk hinwegzieht, vermöge eingelagerter Sehnenstreifen ein undehnbares Band darstellt, und indem er zwischen Knochenvorsprünge des Humeruskopfes eingreift, den Winkel zwischen Schulterblatt und Humerus feststellt.

Nach dieser Darstellung ist also die Stellung von Humerus und Schulterblatt, die beim gewöhnlichen Stehen vorliegt, eine Grenzstellung des Schultergelenkes, und wenn der Ellenbogen weiter nach hinten bewegt werden soll, wie das beim Laufen, beim Niederlegen und anderen Bewegungen unzweifelhaft vorkommt, kann das nur durch gemeinschaftliche Bewegung des Schulterblattes mit dem Humerus geschehen (Fig. 38).

Fig. 38. Fig. 39.

Fig. 38. Fixierung der vorderen Extremität des Pferdes beim Stehen durch Bänder.

Fig. 39. Fixierung der hinteren Extremität des Pferdes beim Stehen.

Unter der Last des Körpers müßte ferner, wenn man annimmt, daß das Schultergelenk auf die beschriebene Weise festgestellt ist, das Vorderbein im Ellenbogengelenk zusammenklappen. Dies wird gehindert, indem an der ganzen Volarfläche des Vorderbeins Sehnenstränge verlaufen, die wie ein einziger zusammenhängender Strang aufgefaßt werden können, der vom Humerus aus über das Ellenbogengelenk und alle übrigen Gelenke zum Kronbein verläuft. Da nun die letzten Fingerglieder einen nach vorn offenen Bogen bilden, der unter der Körperlast einzuknicken strebt, ist das untere Ende dieses gemeinsamen Bandes, das den Bogen der unteren Fingerglieder am Zusammenknicken hindert, dauernd stark beansprucht und gespannt. Diese Spannung überträgt sich auf das obere Ende und hält den Humerus in seiner Stellung im Ellenbogengelenk aufrecht. So wird die Last des Vorderkörpers auf der vorderen Extremität rein durch Bänderspannung getragen (Fig. 39).

Was die hinteren Extremitäten betrifft so ist der Mechanismus,

der sie beim Stehen in eine steife Stütze verwandelt für den unteren Teil, bis zum Talocruralgelenk hinauf derselbe wie an den vorderen. Der Unterschenkel wird nämlich gegen den Fuß in seiner winkligen Lage gehalten, indem der Bandapparat an der hinteren Seite der ganzen Extremität vom Fesselgelenk her gespannt ist. Der Oberschenkel muß gegen den Unterschenkel aber durch Muskelzug, nämlich durch die Zusammenziehung des Quadriceps cruris festgestellt werden. Ersetzt man am Kadaver den Zug dieses Muskels dadurch, daß man einen Nagel durch die Kniescheibe in den Oberschenkelknochen treibt, so kann man den Kadaver auf seine vier Füße frei hinstellen, ohne daß er zusammenbricht.

Das Pferd legt sich nieder (24, 34), indem es den Rücken krümmt, die Füße nahe zusammenstellt, alle vier Extremitäten beugt, und sich vorsichtig auf den Boden niederfallen läßt. Nur in einzelnen Fällen legen sich Pferde, wie es die Wiederkäuer tun, die zuerst die Vorderbeine einzeln knicken, dann die Hinterbeine unter den Leib bringen und sich so niederlassen.

β) Gangarten des Pferdes. Um sich die Bewegungsweise des Pferdes den Hauptzügen nach zu vergegenwärtigen, empfiehlt es sich, von gewissen nur annähernd zutreffenden Voraussetzungen auszugehen, die die Betrachtung erheblich vereinfachen.

Für die Darstellung des Ganges und des Trabes ist es zweckmäßig, sich den Vierfüßer als aus zwei hintereinander her gehenden Zweifüßern zusammengesetzt zu denken. Für jeden dieser Zweifüßer kann man dann weiter annehmen, daß rechtes und linkes Bein miteinander abwechselnd schreiten, so daß jedesmal das eine auf den Boden gesetzt wird, wenn das andere gehoben wird.

Unter diesen vereinfachenden Annahmen lassen sich die hauptsächlichsten Gangarten, wie folgt, darstellen (Fig. 40).

1) Paßgang. Die beiden hintereinander gehenden Zweifüßer sind im Schritt, d. h. Vorderbein und Hinterbein der gleichen Seite bewegen sich zugleich.

Dabei ist der Körper abwechselnd von beiden Beinen einer Seite unterstützt und wird beim Gehen jedesmal nach der unterstützten Seite hinübergeschleudert, sodaß er bei jedem Schritte seitwärts schwankt.

2) Schritt. Die beiden hintereinander gehenden Zweifüßer sind aus dem Schritt, so daß der vordere immer einen halben Schritt später antritt als der hintere, d. h.: der Vorderfuß ist in jedem Augenblick gegen den Hinterfuß derselben Seite um einen Halbschritt zurück.

Hierbei ist der Körper dauernd von je zwei Beinen unterstützt, die in folgender Reihenfolge wechseln: beide Beine einer Seite, Hinterbein dieser Seite und Vorderbein der anderen, beide Beine der zweiten Seite, Hinterbein der zweiten und Vorderbein der ersten, und dann von vorn wieder die beiden Beine der ersten Seite usf. Die Bewegung ist daher gleichmäßiger als beim Paß.

3) Trab. Die beiden hintereinander gehenden Zweifüßer sind außer Tritt, aber im Takt, d. h. das Vorderbein einer Seite und das Hinterbein der anderen bewegen sich gleichzeitig.

Zu dieser Angabe gehört noch, um den Trab zu kennzeichnen, die Bemerkung, daß die Füße länger in der Luft als auf dem Boden

sein können. Dabei ergibt sich dann, daß zwischen je zwei Phasen, in denen der Körper von dem Vorderbein der einen und dem Hinterbein der anderen Seite unterstützt ist, eine Phase eingeschoben ist, in der er frei schwebt.

4) Galopp. Beim Galopp bilden die vier Extremitäten nicht zwei abwechselnd tätige Gruppen, sondern drei. Das Pferd schnellt sich vom Boden, indem erst das am weitesten zurückgebliebene Hinterbein sich hebt, dann gleichzeitig das andere Hinterbein und das ihm diagonal gegenüberstehende Vorderbein, und schließlich das andere Vorderbein.

In derselben Reihenfolge kommen, nachdem der Körper eine Strecke weit frei im Sprunge durch die Luft geflogen ist, die Füße wieder auf den Boden. Es kommen also die Hinterbeine zuerst auf den Boden und verlassen ihn auch zuerst.

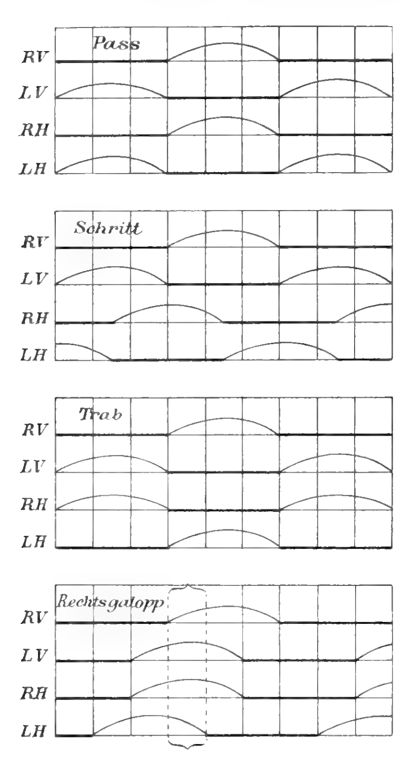


Fig. 40. Schemata der Gangarten des Pferdes.

Im vorstehenden sind nun, wie gesagt, die Gangarten unter vereinfachenden Annahmen beschrieben, aus denen sich wohl eine im allgemeinen richtige Vorstellung von der Bewegungsform ergibt, die aber in Wirklichkeit nicht ganz genau zutreffen. Es ist daher für jede der erwähnten Gangarten noch eine Reihe besonderer Bemerkungen nachzuholen.

Vom Paßgang ist zunächst zu bemerken, daß er nicht, wie die anderen Gangarten, nur eine Bewegungsform unter den anderen darstellt, deren sich das Pferd bedient, sondern daß es für diejenigen Pferde, die sogenannte Paßgänger sind, die einzige Gangart ist. Hierzulande sind Paßgänger nicht beliebt, dagegen kann man in Amerika nicht selten Paßgänger als Reit- und als Wagenpferde sehen. Diese Pferde sollen dann bei jeder Geschwindigkeit die gleiche Gangart beibehalten, und es wird als Unart bezeichnet, wenn ein Paßgänger bei großer Anforderung an Geschwindigkeit einmal in Galopp fällt. Die Araber sollen nach französischen Angaben (36) Pferden und Eseln zu bestimmten Zwecken den Paßgang künstlich beibringen. Muybridge (107) hat Reihenaufnahmen von einem Paßgänger gemacht, dessen Bewegung aus lauter langen Sprüngen von den Beinen der einen Seite auf die der anderen besteht, so daß er bei jedem Schritte 5 bis 6 m durch die Luft fliegt.

Wenn für den Paßgang angenommen worden ist, daß die beiden Beine einer Seite gleichzeitig bewegt werden, so braucht dies doch nicht ganz streng genommen zu werden. Bei paßgehenden Pferden

ist es allerdings der Fall in der Weise, daß wohl einmal der Vorderfuß vor dem gleichseitigen Hinterfuß gehoben wird, aber bei einem der folgenden Schritte vielleicht die umgekehrte Abweichung von der Regel stattfindet. Dagegen kann der Paßgang auch durch unmerkliche Abstufungen in den gewöhnlichen Schritt übergehen, so daß es schwer ist, eine bestimmte Grenze zu ziehen.

Wenn nämlich beim Paßgang der Hinterfuß immer etwas früher als der Vorderfuß der gleichen Seite bewegt wird, so geht diese Gangart in den Schritt über, sobald der Zeitraum, um den der Hinterfuß dem Vorderfuß voreilt, die halbe Schrittdauer beträgt. So gibt es unter den vierfüßigen Tieren viele, die ein Mittelding zwischen Paßgängern und Schrittgängern sind.

Schritt des Pferdes. Der Schritt kann selbstverständlich durch die entgegengesetzte Umwandlung in den Paß übergehen, nämlich indem der Zeitraum, um den die Bewegung des Hinterbeines oder des Vorderbeines derselben Seite vorausgeht, statt einen Halbschritt auszumachen, größer oder kleiner ausfällt, so daß die Bewegungen beider Beine derselben Seite nahezu gleichzeitig stattfinden.

Aus der beschriebenen Bewegung der Füße geht hervor, daß sie in folgender Reihenfolge gehoben und niedergesetzt werden:

RV LH LV RH.

Colin (24) hebt hervor, daß beim Antreten aus dem Stand stets ein Vorderfuß zuerst bewegt wird. Für die Auffassung ist es aber unbequem, von diesem Fall auszugehen, weil man dann als nächste Bewegung das Vorsetzen des Hinterfußes der anderen Seite zu betrachten hat, und das Verhalten der beiden Beine derselben Seite nicht anschaulich wird. Dagegen ist der mechanische Sinn der eigentümlichen Anordnung der Beine beim Schritt am deutlichsten zu erkennen, wenn man an das Angehen aus dem Stande denkt. Ein Vorderbein wird zuerst vorgesetzt, und dieser Bewegung muß der Hinterkörper folgen. Sollte nun, wie beim Paß, der Hinterfuß derselben Seite zugleich vorgesetzt werden, so müßte der Körper ganz auf die andere Seite hinüber geschoben werden und würde einseitig unterstützt sein. Es folgt also das Hinterbein der anderen Seite, und zwar nicht gleichzeitig, sondern im Halbtakt, wodurch die oben angegebene fortwährend wechselnde, aber eben dadurch gleichförmigere Unterstützung des Körpers erreicht wird.

Die Länge eines Schrittes beträgt nach Colin (24) bei langsamem Gange 130—150, bei schnellerem 150—180 cm. Die Länge des Pferdes scheint auf die Schrittlänge keinen Einfluß zu haben, denn Colins Beobachtungen erstrecken sich auf drei Pferde, bei denen die Länge erheblich verschieden, die Schrittlänge aber davon ganz unabhängig ist. Die Spur jedes Hinterfußes liegt ein wenig vor der Spur des Vorderfußes.

Die Schrittlänge ist bei gewöhnlichem Schritt ungefähr das Anderthalbfache der Entfernung von Hinterbein zu Vorderbein in der Ruhestellung.

Während in der obigen Darstellung angenommen worden ist, daß die beiden Füße der Vorderhand und die beiden Füße der Hinterhand einander genau abwechseln, ist dies in Wirklichkeit nicht der Fall, sondern beide stehen während einer kurzen Zeit gleichzeitig auf.

Wird z. B. in einer Aufnahme von einem Garde du Corps-Reiter

von Anschütz der Doppelschritt des Pferdes in 21 Bildern wiedergegeben, so verhalten sich die Füße des Pferdes, wie folgt:

↑		RV		LH		LV		RH
		5		10		15		21
↓	LV		RH		RV		LH	
	3		7		12		18	

Es ist also der rechte Vorderfuß nur von der Aufnahme 12—21 und dann noch bis zur Aufnahme 5, also während 13 Aufnahmen auf der Erde, und nur während 8 Aufnahmen in der Luft (Fig. 41 u. 42).

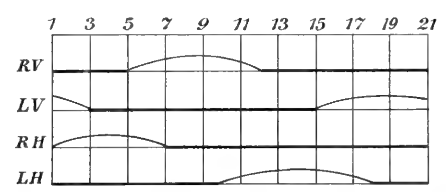


Fig. 41. Schema des Schrittes nach einer Aufnahme von Anschütz.

Fig. 42. Schritt des Pferdes nach Aufnahmen von Anschütz.

Was die Muskeltätigkeit beim Schritt betrifft, so hat le Hello (79) darauf hingewiesen, daß beim Pferde keineswegs die Streckung der nach hinten angestemmten Gliedmaßen den wesentlichsten Antrieb gibt, sondern daß schon eine Aenderung des Winkels zwischen Beinen und Rumpf den Rumpf vorwärtsschiebt. Diese Anschauung kann

auch auf das Gehen der übrigen Vierfüßer, und sogar der Zweifüßer ausgedehnt werden.

Trab des Pferdes. Der Trab entsteht aus dem Schritt, wenn die Zeit, während der die Füße aufstehen, kürzer wird als die Zeit, während der sie durch die Luft bewegt werden. Der Trab des Pferdes und der vierfüßigen Tiere entspricht also ganz dem Laufen der Menschen. Dies geht zwar aus der oben gegebenen Beschreibung des Trabes, nach der beim Trab die diagonal gestellten Extremitäten sich gleichzeitig bewegen, nicht hervor, dagegen ergibt es sich aus dem Schema der Schrittbewegung, sobald man die Zeit während der die Beine nach vorn gesetzt werden, im Vergleich zu der, während der sie auf dem Boden stehen, sehr groß nimmt. Die Schrittdauer besteht dann nicht mehr aus zwei Perioden, der des Vorschwunges und der des Stützens, sondern die Periode des Stützens wird verschwindend kurz. Mithin muß das gleichseitige Hinterbein, das dem Vorderbein beim Schrittgehen immer um einen Halbschritt voraus ist, fast genau in demselben Takt arbeiten wie das Vorderbein der anderen Seite,

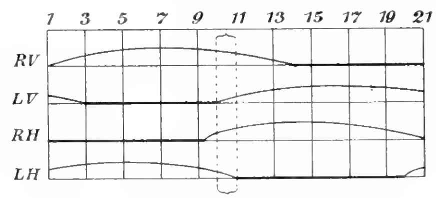


Fig. 43. Schema des „schlanken Trabes“.

Fig. 44. Trab des Pferdes nach Aufnahmen von Anschütz.

d. h. die diagonal gestellten Beine sind nahezu gleichzeitig tätig. Der Trab stellt sich dann als eine Folge von Sprüngen von einem Diagonalbeinpaar auf das andere dar. Da aber nach dieser Ausführung die diagonal gestellten Beine nicht ganz genau gleichzeitig bewegt werden, ist dies auch nur bei „schlankem Trabe“ der Fall, bei langsamerem Trab schwebt der Körper nur auf Augenblicke in der Luft und ist bei weitem den größten Teil der Zeit von einem oder zwei Füßen unterstützt (Fig. 43 u. 44).

Bei schlankem Trabe ist jeder Fuß etwa zweimal so lange in der Luft wie auf der Erde.

Die Schrittlänge ist beim Trabe nach Colin (24) durchschnittlich 2,75 cm, also mehr als anderthalbmal so groß wie beim Schritt, sie kann natürlich, je mehr der Trab zum Sprunglauf ausgebildet ist, desto mehr vergrößert werden.

Galopp des Pferdes. Noch stärker als bei der Betrachtung von Schritt oder Trab drängt sich bei der Untersuchung des Galopps der Gedanke auf, den Colin seiner Erörterung der Bewegungen des Pferdes vorausschickt, daß nämlich diese dem Pferde ganz natürlichen und völlig regelmäßigen Bewegungen eine so überraschend verwickelte Reihenfolge zeigen. Der Galopp des Pferdes unterscheidet sich dadurch wesentlich vom Trab, daß die vier Füße nicht in zwei, sondern in drei Gruppen tätig, sind, nämlich ein Hinterbein, ein Diagonalpaar, ein Vorderbein. Daher sind auch zwei Formen des Galopps zu unterscheiden, nämlich Linksgalopp und Rechtsgalopp.

In der Lehre vom Galopp sind durch mehrere äußere Umstände gewisse Unklarheiten und Irrtümer entstanden, die die Auffassung der tatsächlichen Verhältnisse erschweren. Erstens ist in früherer Zeit, als es noch keine Augenblicksbilder gab, und man sich auf den bloßen Eindruck beim Zusehen beschränken mußte, der Irrtum entstanden, als spränge das Pferd von den Hinterbeinen auf die Vorderbeine. Zweitens ist dieser Irrtum dadurch bestärkt worden, daß das Pferd beim Beginn des Galopplaufes tatsächlich zuerst die Vorderbeine hebt, so daß es scheint, der Sprung müsse von den Hinterbeinen auf die Vorderbeine gemacht werden. Diese Anfangsbewegung hat aber in Wirklichkeit eine andere Form als die später im Laufe des weiteren Galoppierens stattfindenden Bewegungen, und ist daher für die Betrachtung des Galopplaufens nicht maßgebend. Drittens ist die gebräuchliche Unterscheidung von Links- und Rechtsgalopp gerade von der Bewegung der Vorderbeine beim Angaloppieren hergenommen und trägt weiter dazu bei, den angenommenen Irrtum zu verstärken. Viertens hat man nach dem Schall der Hufe verschiedene Arten des Galopps, als Drei- und Zweitaktgalopp unterscheiden wollen, eine Unterscheidung, die ein so vortrefflicher Beobachter, wie Colin, ablehnt. Fünftens sind fast alle Darstellungen galoppierender Pferde dadurch gefälscht, daß die Vorderbeine und die Hinterbeine in derjenigen Stellung abgebildet werden, in der sie während des Galoppierens am längsten verweilen, nämlich nach vorn und nach hinten ausgestreckt. In Wirklichkeit fällt die Zeit, während der die Vorderbeine vorgestreckt sind, nicht oder nur zum Teil mit der zusammen, während der die Hinterbeine nach hinten gestreckt sind. Der Beschauer nimmt aber, wegen der Geschwindigkeit der Bewegung, nur die Stellungen wahr, die verhältnismäßig am längsten währen, und glaubt daher, Vorderbeine und Hinterbeine gestreckt gesehen zu haben.

Im Gegensatz zu all diesen irrtümlichen Auffassungen läßt sich die Lehre vom Galopp, wie er wirklich ist, etwa folgendermaßen darstellen:

Um die Bewegung während des Galoppierens auffassen zu können, tut man am besten, an einer Augenblicksbilderreihe zuerst eine Aufnahme aufzunehmen, in der das Pferd im Sprunge frei in der Luft schwebt, und dann die Reihenfolge festzustellen, nach der in den folgenden Aufnahmen die Füße auf den Boden kommen. Man findet dann, daß bei Rechtsgalopp zuerst das linke Hinterbein auf den Boden kommt, dann nahezu gleichzeitig rechtes Hinterbein und linkes Vorderbein, zuletzt das rechte Vorderbein. In derselben Reihenfolge heben sich die Beine auch wieder vom Boden, also zuerst das linke Hinterbein, dann nahezu gleichzeitig rechtes Hinterbein und linkes Vorderbein, zuletzt das rechte Vorderbein (Fig. 45 u. 46).

Das Schema des Rechtsgaloppes ist demnach:

↑	LH	RHLV	RV	
↓		LH	RHLV	RV

Das Schema des Linksgalopps:

↑	RH	LHRV	LV	
↓		RH	LHRV	LV.

Da das Pferd bei jedem Schritte während des Galopps eine Strecke frei in der Luft schwebt, so kann die Schrittlänge bei großer Geschwindigkeit sehr groß werden. 5 m ist für Galopp ein Durchschnittswert. Dabei können 2,5 Schritte in der Sekunde gemacht werden, sodaß eine Geschwindigkeit von 12,5 m herauskommt. Bei Wettrennen werden noch größere Schrittlängen und höhere Geschwindigkeiten bis zu 14,75 m erreicht, und zwar auf Strecken von mehreren Kilometern, die demnach in annähernd 70 Sekunden pro km durchlaufen werden (Colin, 24).

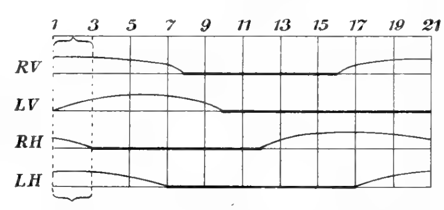


Fig. 45. Schema des Linksgalopps nach der Aufnahme von Anschütz.

Im Gegensatz zur Bewegung während des Galopplaufens verhält sich die beim Angaloppieren, wie folgt: Das Pferd hebt zuerst ein Vorderbein, und zwar beim Rechtsgalopp das rechte, beim Linksgalopp das linke, dann das andere Vorderbein und springt unmittelbar darauf, mit den Hinterbeinen abstoßend, empor. Dann kommen aber die Hinterbeine zuerst auf den Boden herunter, und zwar beim Rechtsgalopp erst das linke, beim Linksgalopp das rechte, zugleich mit dem zweiten Hinterbein kommt das Vorderbein der Gegenseite, zuletzt das andere Vorderbein auf den Boden. In der entgegengesetzten Reihenfolge werden die Füße wieder gehoben, und so ist die Galoppbewegung eingeleitet.

Das Schema des Angaloppierens aus dem Stand zum Rechtsgalopp wäre also

↑	RV	LV	RH	LH		
↓			LH	RHLV	RV	
↓				LH	RHLV	RV

zum Linksgalopp entsprechend:

↑	LV	RV	LH	RH	
↓			RH	LHRV	LV
↓			RH	LHRV	LV.

Von der Bewegung beim Angaloppieren ist das Anzeichen genommen, nach dem, der üblichen Lehre nach, Rechts- und Linksgalopp unterschieden werden. Denn in den Reitschulen wird stets gelehrt: „Linksgalopp ist der Galopp, bei dem das Pferd zuerst den linken Vorderfuß hebt.“ Dies gilt aber, wie eben auseinandergesetzt, nur für das Angaloppieren, da im Gegenteil während des Linksgalopps das rechte Vorderbein zuerst den Boden verläßt. Es wäre viel richtiger, die Unterscheidung danach aufzustellen, daß beim Rechtsgalopp das rechte Hinterbein und linke Vorderbein, beim Linksgalopp das linke Hinterbein und rechte Vorderbein gemeinsam tätig sind.

Die Unterstützung des Körpers ist nämlich beim Galopp im wesentlichen immer durch ein Hinterbein und ein Vorderbein beider Seiten gegeben. Denn obgleich im Augenblick des Herabkommens vom Sprung nur ein Hinterbein den Boden berührt, und im Augenblick, ehe der Körper im Sprunge den Boden verläßt, nur ein Vorderbein den Boden berührt, kann man nicht wohl sagen, daß in diesem Augenblicke der Körper von dem betreffenden einzelnen Beine unterstützt würde. Allenfalls gilt dies von dem zweiten der erwähnten Zeitpunkte, da man auf den Augenblicksaufnahmen sieht, daß das Fesselgelenk des allein auftretenden Vorderbeines stark durchgedrückt wird.

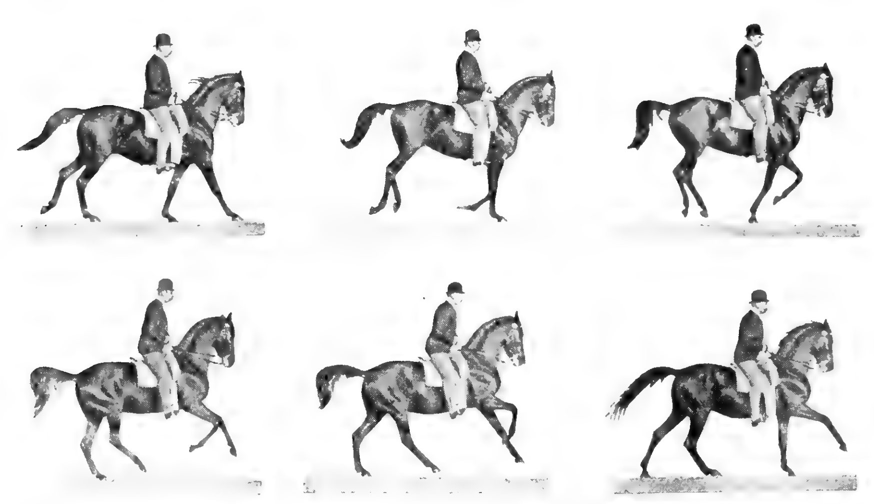


Fig. 46. Linksgalopp nach Anschütz.

Die gemeinsame Tätigkeit eines diagonal stehenden Beinpaares bringt es mit sich, daß das Pferd, namentlich bei dem sogenannten kurzen Galopp, den Körper nicht genau symmetrisch in die Richtung der Bewegung stellt, sondern in die Richtung der Diagonale, in der die beiden gemeinsam tätigen Beine stehen, die den stärksten Abstoß geben. Beim Linksgalopp ist also der Kopf ein wenig nach links

genommen, die rechte Schulter nach vorn, beim Rechtsgalopp umgekehrt.

Der Galopp kann ebenso wie die anderen Gangarten auch noch besondere Abarten bilden. So kann eine im Englischen als „canter“ bezeichnete Gangart nach MAREY als ein Galopp bezeichnet werden, bei dem das diagonal gestellte Beinpaar, das nach dem oben angegebenen Schema gleichzeitig arbeiten sollte, zwei verschiedene Zeiten aufweist. Es entsteht dadurch ein Galopp von 4 Takten. Das Vorderbein eilt dabei dem Hinterbein vor. Es entsteht folgendes Schema nach MUYBRIDGE (107) (Fig. 47):

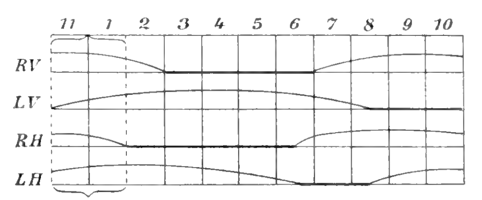


Fig. 47. Schema des Viertaktgalopps nach Aufnahme von MUYBRIDGE.

Es ist vielleicht für das Verständnis des Galopps nützlich, auch an dieser Stelle noch besonders anzumerken, daß dem Sprachgebrauch nach bei verschiedenen Tieren ganz verschiedene Gangarten als Galopp bezeichnet werden. So ist der Galopp bei Hunden und Katzen, selbst bei Rehen und anderen Tieren ganz etwas anderes als der Galopp der Pferde (vgl. oben p. 69). Diese Tiere machen ihre Galoppsprünge von den Hinterbeinen auf die Vorderbeine, und diese Gangart kommt bei Pferden, entgegen manchen Angaben, überhaupt nicht vor. Ich habe Aufnahmen wettrennender Pferde bei allerhöchster Geschwindigkeit, aus denen ersichtlich ist, daß selbst hierbei die Hinterbeine stets zuerst auf den Boden kommen (Fig. 48).



Fig. 48. Rennpferd, ein Rennen bei Auteuil gewinnend. Aufnahme von F. KÜHN. Es ist deutlich, daß die Hinterhand zuerst den Boden berühren wird.

Eine Ausnahme findet höchstens beim Ueberspringen von Hindernissen, aber auch da nur in seltenen Fällen statt.

Ueber die gemischten Gangarten des Pferdes sind bei COLIN (24), bei MAREY (94) und in den Spezialwerken Angaben zu finden, auf die näher einzugehen hier nicht Raum ist.

o) Beuteltiere.

Unter den Beuteltieren finden sich Formen, die in mechanischer Beziehung Tieren aus anderen Klassen sehr ähnlich sind. Doch unterscheiden sich die Beutelratten (Didelphyidae) von den ihnen ähnlichen Nagern und Raubtieren durch eine getrennte, opponierbare große Zehe an den Hinterfüßen und durch den Wickelschwanz. Die Pha-

langistiden unterscheiden sich wiederum von den Beutelratten nur durch die Nahrung, nicht in ihrer Bewegungsweise.

Eine ganz besondere Bewegungsform ist aber bei den Känguruhs ausgebildet. Wie bei den Springhasen, sind die hinteren Extremitäten ausschließlich zur Bewegung durch gleichbeiniges Springen ausgebildet, die Vorderbeine werden nur bei langsamerer Bewegung aufgesetzt. Wie bei den Springhasen, dient ferner der Schwanz als eine wesentliche Stütze, nicht nur beim Stehen und aufrechten Sitzen, sondern auch beim Gehen. Dies ist bei so kleinen Tieren, wie die Springhasen und die kleineren Arten Känguruh, nicht sehr auffallend, aber bei der Größe und Schwere der sogenannten Riesenkänguruhs, die an 100 kg wiegen, müssen die stützenden Extremitäten, wie wiederholt hervorgehoben worden ist, unverhältnismäßig stark sein. Daher ist der Schwanz, um als Stütze dienen zu können, mit sehr starker Muskulatur versehen. Das langsame Gehen gestaltet sich so, daß das Tier sich vornüber neigt, bis es fast mit dem Kopf am Boden liegt, um die kurzen Vorderbeine auf die Erde bringen zu können, dann stemmt es den Schwanz auf und hebt, auf Vorderfüßen und Schwanz stehend, beide Hinterfüße zugleich vom Boden, um sie außerhalb der beiden Vorderfüße nach vorn wieder aufzusetzen. Dann schiebt es den Körper vor, hebt den Vorderkörper und mit ihm beide Vorderfüße, setzt sie weiter nach vorn wieder auf und hebt von neuem mittels des Schwanzes den Hinterkörper. Hierbei, wie beim aufrechten Sitzen, liegen die Füße der ganzen Länge nach bis zur Ferse auf dem Boden, das Känguruh könnte also auch zu den halben Sohlengängern gezählt werden. Die Känguruhs können aber auch auf den Zehen gehen, wobei sie sich mit dem Schwanz stützen. Ihre schnellere Gangart besteht in gleichbeinigem Hüpfen und Springen auf den Zehen der Hinterfüße, wobei sie sehr weite Entfernungen frei fliegend zurücklegen sollen. Nach dem Borellischen Satze werden aber die Sprünge der kleineren Arten unzweifelhaft verhältnismäßig viel größer sein, als die der Riesenkänguruhs. Die Geschwindigkeit des Känguruhs wird von Olshausen (109) nach Schätzungen von Gould zu nur etwa 4 m über eine Strecke von 29 km angegeben.

p) Bewegung der Zahnarmen (Edentata).

Unter den Edentaten sind die Faultiere von vielen Forschern in bezug auf ihre Bewegungsweise beschrieben worden. Ihre gewaltig großen Krallen reichen, wenn sie eingeschlagen werden, bis über das Handgelenk hinauf, und können wegen ihrer Hakenform jedenfalls mit äußerst geringer Muskelanstrengung das ganze Gewicht des Tieres tragen. Ich würde sogar der Ansicht sein, daß das Tier ohne jede Muskeltätigkeit an den Krallen hängen könnte, wenn nicht Fountain (45, p. 165) angäbe, daß es, angeschossen, zwar lange Zeit hängen bleibt, aber schließlich doch herabfällt.

Derselbe Beobachter beschreibt, daß das zweizehige Faultier sich im Walde so schnell von Ast zu Ast bewegt, daß kein Mensch auf die Dauer mitlaufen kann. Es wählt dabei die Zweige mit unfehlbarer Sicherheit so, daß es auf benachbarte Bäume hinüber klettern kann.

Muybridge bringt eine Aufnahme von dem zweizehigen Faultier, während es an einer wagerechten Stange entlang hangelt. Da-

nach bewegen sich die diagonal gestellten Gliedmaßen gleichzeitig, und die Krallen haften etwa so lange, wie sie sich in der Luft bewegen.

B. Die Ortsbewegung der Vögel auf festem Boden.

1. Stehen.

Das Stehen der Vögel bietet gewisse Vergleichspunkte mit dem Stehen des Menschen, weil sie auf den hinteren Extremitäten aufgerichtet stehen. Nach Colin (24) fällt die Schwerlinie im allgemeinen vor die Hüftgelenkachse, so daß der Rumpf auf den Hüftgelenken nach vorn überzukippen strebt und durch die hinter dem Hüftgelenk angreifenden Muskeln im Gleichgewicht gehalten werden muß. Dies wäre dem Verhältnis beim Menschen entgegengesetzt. Dagegen ist die Art, wie der Gesamtkörper auf den Füßen oder vielmehr auf den Zehen im Gleichgewicht gehalten wird, bei Vogel und Mensch gleich.

Bei den Stelzvögeln, die stundenlang auf einem Bein stehen und dabei auch schlafen, hat man angenommen, daß die Gelenke durch Bänderspannung festgestellt würden. Diese Theorie geht schon von mechanisch äußerst zweifelhaften Voraussetzungen aus, und wird dadurch noch unwahrscheinlicher, daß man oft sieht, wie ein solcher Vogel beim Stehen auf einem Bein im Winde schwankt und doch sein Gleichgewicht nicht verliert. Um dies zu erklären, muß man eine reflektorische Muskeltätigkeit annehmen, gerade so, wie sie für das Stehen des Menschen jetzt allgemein angenommen wird. Diese Bemerkung hat auch schon Johannes Müller (105) gemacht.

Bei verschiedenen Vogelarten sieht man häufig, daß sie mit Hals, Schwanz und Flügeln Bewegungen machen, um das gestörte Gleichgewicht auf den Füßen wiederherzustellen.

2. Sitzen.

Die sitzende Ruhestellung auf Baumzweigen, die sehr vielen Vogelarten eigentümlich ist, hat schon Borelli (10) mit Recht auf einen besonderen Mechanismus der Zehenmuskulatur zurückgeführt. Die Zehenbeuger verlaufen auf der Hinterseite des Fußgelenkes (Tibiotarsalgelenkes) und werden daher um so stärker angespannt, je stärker die Fußwurzel gegen die Tibia gebeugt wird. Da nun beim Sitzen auf einem Zweige die Last des Körpers alle Gelenke der hinteren Extremität in starker Beugung hält, zieht sie zugleich die Zehen an, so daß sie den Zweig fest umklammern. Ein besonderer Muskel, der vom Becken herabzieht und vor dem Knie, aber hinter dem Fußgelenk zu den Zehen verläuft, vervollkommnet diese selbsttätige Klammervorrichtung (15). Schaffer (123) führt aus, daß die dem M. ambiens (Gadow) zugeschriebene Sperrtätigkeit sicher nicht diesem Muskel allein zukomme, denn, wie auch Gadow bemerke, fehle er manchen Insessores, wie den Coccygomorphen und Passerinen, während er bei Schwimmvögeln vorhanden sei. Schaffer beschreibt ferner die Sperrvorrichtung, die aus Knorpelschneiden innerhalb der Sehnenscheiden besteht (vgl. 15, 49).

3. Gangarten.

Die Bewegung der Vögel auf der Erde besteht in Gang und Lauf ausschließlich auf zwei Füßen, da die vorderen Extremitäten für die Ortsbewegung nur als Flügel oder Flossen verwendet werden.

Die Gangbewegung ist bei den verschiedenen Ordnungen außerordentlich mannigfach ausgebildet und dient als wesentliches Merkmal bei der Einreihung ins System.

Vor allem sind die Vögel, die sich vorwiegend auf der Erde bewegen, von denen zu unterscheiden, die sich vorwiegend in der Luft oder auf dem Wasser bewegen. Diese Gruppen unterscheiden sich deutlich durch den Bau der Beine und Füße. Insbesondere sind die Füße und ihr Schuppenkleid als Merkmale in der Systematik verwendet worden.

Um von der Mannigfaltigkeit der Formen und dadurch von der Mannigfaltigkeit der Funktionen eine Anschauung zu geben, diene folgende Uebersicht:

Gangbeine	Pedes gradarii	
Klammerfüße	P. adhamantes	(*Cypselus*)
Kletterfüße	„ scansorii	(*Picus*)
Spaltfüße	„ fissi	(*Turdus*)
Wandelfüße	„ ambulatorii	(*Phasianus*)
Schreitfüße	„ gressorii	(*Alcedo*)
Sitzfüße	„ insidentes	(*Falco*)
Watbeine		
Laufbeine	P. cursorii	
Stelzbeine	P. grallarii	
Geheftete Füße	P. colligati	(*Ciconia*)
Halbgeheftete Füße	„ semicolligati	(*Limosa*)
Schwimmfüße	„ palmati	(*Anas*)
Halbe Schwimmfüße	„ semipalmati	(Recurvicostres)
Gespaltene Schwimmfüße	„ fissipalmati	(*Podiceps*)
Lappenfüße	„ lobati	(*Fulica*)
Ruderfüße	„ stegani	(*Haliaeus*)

Ueberdies kommen Zwischenformen vor, und die einzelnen Formen zerfallen zum Teil noch in verschiedene Unterformen.

Der Fuß hat in den meisten Fällen 4 Zehen, von denen drei nach vorn, eine kürzere nach hinten gerichtet ist. Die Füße bilden dadurch eine ziemlich große Unterstützungsfläche, über der der Schwerpunkt des Körpers im Stehen erhalten werden muß. Hierbei sind bei den meisten Vögeln die hinteren Extremitäten gebeugt, bei den Stelzvögeln, deren Beine sehr lang sind, dagegen gestreckt.

Die verschiedenen Einrichtungen, durch die der Körper der Vögel im allgemeinen zum Fliegen geschickt gemacht ist, finden sich auch bei den Vogelarten vor, die wenig oder gar nicht fliegen, und gewähren ihnen auch für die Fortbewegung auf der Erde gewisse Vorteile. So ist es wegen der allgemeinen Leichtigkeit des Vogelkörpers weniger erstaunlich, daß sich die Vögel im Stehen auf ihren zwei Extremitäten dauernd auch im Schlafe halten können.

An Gangarten sind bei den Vögeln drei zu unterscheiden, erstens Schritt, zweitens Lauf, drittens hüpfender Lauf. Vom Schritt ist ungefähr dasselbe zu sagen wie über den Schritt des Menschen. Die beiden Beine wechseln miteinander ab, indem jedesmal das stützende

Bein den Körper vorwärtsschiebt, wobei es sich durch Streckung der Zehen verlängert.

Im einzelnen sind allerdings sehr große Unterschiede gegenüber dem Mechanismus des menschlichen Ganges. Beim Menschen ist die Bewegung des Beines im ganzen von der des Oberschenkels abhängig, beim Vogel hat der viel kürzere Oberschenkel viel weniger Einfluß auf die Bewegung als der Unterschenkel und die Fußwurzel. Wenn der Vogel das Bein nach vorn setzt, so macht er im wesentlichen eine Knickung im Fußgelenk. Der Fuß selbst wird ganz anders gehalten als beim menschlichen Gang, die Zehen werden während des Vorsetzens gebeugt und zusammengelegt. Bei langsamem Gehen ist dies Zusammenlegen und Wiederausbreiten der Zehen bei jedem Schritt sehr auffällig.

Außer den Bewegungen der Beine spielen beim Gange mancher Vögel, insbesondere der Hühnervögel und Watvögel, auch Bewegungen des Rumpfes eine große Rolle. Der Schwerpunkt des Rumpfes wird bei jedem Schritte seitlich über das stützende Bein verschoben, wodurch das sprichwörtliche Watscheln der Ente entsteht. Bei den Hühnervögeln wird das Vorschieben des Körpers durch Vorstrecken des Kopfes und Halses erleichtert, so daß jeder Schritt von einem Nicken des Kopfes begleitet ist.

Bei schnellem Lauf stößt jeder Fuß so kräftig ab, daß der Körper ein Stück frei durch die Luft fliegt, ehe er mit dem anderen Fuße wieder den Boden berührt, um von neuem abzustoßen. Der Lauf der Vögel entspricht insofern dem Lauf des Menschen. Vom Lauf des Straußes, der, wie auch die Hühnervögel, beim schnellen Laufe Flügelschläge zu Hilfe nimmt, spricht Pettigrew (113) ausführlich, ohne jedoch bestimmte Angaben zu machen. Olshausen (109) stellt nach unsicheren Quellen ans Fabelhafte grenzende Angaben über die Geschwindigkeit zusammen.

Bei den kleineren Vögeln hat die langsame wie die schnelle Ortsbewegung eine andere Form, nämlich die des Hüpfens mit beiden Füßen zugleich. Es ist dies zugleich die Art, wie die fliegenden Vögel von der Erde aufkommen, indem sie nämlich ein oder mehrmals schnell hintereinander mit beiden Füßen zugleich vorwärtsspringen, bis sie die nötige Geschwindigkeit erlangt haben, um mit Erfolg die Flügel zu brauchen.

4. Klettern.

Unter den Bewegungsarten der Vögel darf das Klettern nicht unerwähnt bleiben, da es für einige Arten die gewöhnlichste Form der Ortsbewegung ist. Die Kletterfüße zeichnen sich dadurch aus, daß zwei Zehen nach vorn, zwei Zehen nach hinten gerichtet sind. Ueber die Tätigkeit des Kletterns ist nicht viel zu sagen, außer daß die Leichtigkeit des Vogelkörpers auch hier Stellungen und Bewegungen zuläßt, die bei anderen Tieren gleicher Größe kaum möglich sein dürften. Aus demselben Grunde ist die Unterstützung, die die Vögel beim Klettern von ihren Krallen haben, sehr hoch einzuschätzen. Die Baumläufer huschen an der Rinde von Baumstämmen empor und hängen in jeder Stellung vermöge der Krallen an den Vorsprüngen der Rinde fest.

Die Papageien bedienen sich beim Klettern des Schnabels als

einer dritten Kralle, namentlich hängen sie sich mit dem hakenförmig gebogenen Oberkiefer an Zweige und Rindenvorsprünge, auch ohne den Unterkiefer zu Hilfe zu nehmen. Von dem Schnabel aus vermögen sie durch Bewegungen des Halses den ganzen Körper nach Belieben in verschiedene Stellungen zu bringen.

Die Papageien gebrauchen außerdem die Krallen der Füße mit besonderer Geschicklichkeit zum Erfassen und Halten. Dies tun zwar auch andere Vögel in gewissem Maße, wie z. B. die Geier, die mit ihren Klauen die Beute halten, während sie sie mit dem Schnabel bearbeiten, aber die Bewegung der Papageien ist viel entwickelter und freier. Die Füße dienen den Papageien geradezu als Hände, und dieser Vergleich drängt sich auf, wenn man sieht, wie ein Papagei, auf einem Fuße sitzend, sich mit dem anderen ein Stück seiner Nahrung in den Schnabel schiebt.

In ähnlicher Weise, wie die Papageien den Schnabel beim Klettern als Hilfsorgan anwenden, bedienen sich die Spechte des Schwanzes als Stütze. Dies dürfte der einzige Fall sein, daß Vögel den Schwanz anders als zum Steuern beim Fluge verwenden. Bemerkenswert ist, daß die Spechtarten wegen der Stützwirkung des Schwanzes keine Rückwärtsbewegungen im Klettern machen können und daher immer nur aufwärts, nie abwärts steigen. Wollen sie am Baumstamm hinab, so müssen sie hinabfliegen. Hierdurch unterscheidet sich ihre Bewegung von der der Baumläufer, die den Schwanz nicht brauchen.

Der Körper des Spechtes ist ein hervorragendes Beispiel für die Anpassung des Tierbaues an bestimmte mechanische Zwecke. Mit den starken Krallen in der Mitte des Leibes an der Rinde eines Baumes verankert, drückt er die elastischen Schwanzfedern kräftig ventralwärts gegen die Rinde an, so daß sie dem Körper zugleich als eine tragende Strebe dienen und ihm gegen das Zurückprallen Halt gewähren, wenn er Kopf und Schnabel gegen das Holz anprallen läßt. Ebenso wie der Körperbau diesen mechanischen Bedingungen, ist Zungenbein, Zungenmuskulatur und Zunge dem Zweck angepaßt, pfeilschnell hinter der fliehenden Beute her in die vom Schnabel geöffneten Gänge hineingeschnellt zu werden.

C. Ortsbewegung der Reptilien auf festem Boden.

Bei den Reptilien tritt, wie der Name sagt, neben dem Gang das Kriechen als Ortsbewegungsform auf.

1. Die Schildkröten gehen verhältnismäßig leicht und schnell, und namentlich auch sehr ausdauernd. An Stellen, wo die großen Landschildkröten (*Testudo nigra*) nur wenig Süßwasser vorfinden, müssen sie von Zeit zu Zeit weite Wanderungen machen, und Darwin (26, p. 384) berichtet, daß sie dann Entfernungen von über 10 km in 48 Stunden zurücklegen können. Sie können mit Leichtigkeit einen Menschen forttragen.

2. Die Krokodile leben vorwiegend im Wasser, vermögen aber auf kurze Strecken auch auf dem Lande schnell zu laufen. Es wird allgemein angegeben, daß sie sich dabei nur in gerader Linie bewegen und sehr schlecht wenden können.

3. Die Eidechsen (Saurii) sind zum Teil sehr träge, zum Teil außerordentlich flink und beweglich.

Die eigentlichen Eidechsen (Lacertidae), laufen sehr schnell auf allen Vieren, indem der Schwanz gleichseitig hin und herschlagende Bewegungen macht und an-

scheinend den Lauf unterstützt. Sie klettern vermöge ihrer Krallen leicht an Felsen und sogar an senkrechtem Mauerwerk umher. Selbst sehr große Arten, wie *Varanus*, zeigen eine verhältnismäßig leichte Beweglichkeit und können gut klettern, obschon sie darin aus den wiederholt erörterten Gründen den kleinen Arten nicht gleichkommen können. Nach HOLBROOK (67) soll *Anolis* das 12-fache ihrer Körperlänge überspringen können.

Unter den Baumeidechsen, die sich besonders auch durch Sprünge auszeichnen, ist *Draco volans* in dem Abschnitt über Bewegung in der Luft zu nennen. Hier ist hervorzuheben, daß mehrere australische Arten auf den Hinterbeinen laufen mit einer Bewegungsform, die der des Menschen durchaus vergleichbar ist (121, 144) (Fig. 49—51).



Fig. 49. Augenblicksbild einer laufenden Eidechse. Nach SAVILLE KENT.

Die eine kleinere Art ist mit einer Halskrause versehen, die andere, die über meterlang wird, lebt in und am Wasser. Beide gehen für gewöhnlich auf allen Vieren wie andere Eidechsen, laufen aber, wenn sie größere Strecken ebenen Bodens vor sich haben, auf den Hinterfüßen.

Dies ist deshalb besonders interessant, weil DOLLO (33) den riesenhaften Iguanodonten auf Grund der in den Boden eingedrückten Spuren dieselbe Gangart zuschreibt.



Fig. 50. Fig. 51.

Fig. 50. Augenblicksbild einer laufenden Eidechse. Nach SAVILLE KENT.
Fig. 51. Laufende Eidechse von hinten gesehen. Augenblicksbild. Nach SAVILLE KENT.

Zur Mechanik der Ortsbewegung der Eidechsen macht BREHM die Bemerkung, daß der Schwanz ebenso sehr wie die Füße in Betracht kommen, obschon er nicht geradezu als Stütze gebraucht wird. Wenn der Schwanz fehlt, ist das Gleichgewicht beim Laufen merklich gestört (13).

Von den Geckonen wird allgemein angegeben, daß sie sich durch Saugscheiben an ihren Zehen an Steinen und Baumzweigen halten können. Tatsächlich klettern Geckonen an Glasscheiben, ja sie sollen sogar an Zimmerdecken entlang gehen

können, ohne herabzufallen. Leydig (82) bemerkt ausdrücklich, daß er keine Spur einer Sekretabsonderung an den Zehen der Geckonen wahrgenommen habe, und das Haften allein der Saugwirkung zuschreiben müsse. Nach Dewitz (31) ist es indessen nicht ganz ausgemacht, ob hierbei die Wirkung von Saugscheiben oder die Wirkung klebrigen Sekretes die Hauptrolle spielt.

Sehr auffällig unterscheiden sich die Chamäleons von den anderen Eidechsen durch ihre außerordentlich langsame Bewegung. Es scheint, daß, ähnlich wie es oben vom Faultier angegeben ist, ihre Muskeln nur auf langsame Zusammenziehung eingerichtet sind. Eine Eigentümlichkeit liegt ferner darin, daß ihre Zehen zu zwei und drei einander gegenübergestellt sind, und dadurch Klammerfüße bilden, die denen der Papageien in mancher Hinsicht ähnlich sind. Der Schwanz wird als Wickelschwanz beim Klettern gebraucht.

Endlich geht die Bewegungsform einiger Eidechsenarten, bei denen das vordere oder hintere Extremitätenpaar oder beide verkümmern, ganz in die der Schlangen über.

4. Die Schlangen (Ophidia) zeigen in allen ihren Arten im wesentlichen zwei verschiedene Arten der Ortsbewegung auf festem Boden, nämlich erstens die des Kriechens mit gestrecktem Körper und zweitens die durch Schlängelung. Die Bewegung durch Schlängelung kann unter verschiedenen Bedingungen alle möglichen Formen annehmen, indem zum Beispiel das Tier mit dem Schwanz an irgendeinen Gegenstand angeklammert oder angestützt dem übrigen Körper beliebige Bewegungen erteilt. Hierher gehört auch das Springen mancher Schlangen, indem sie sich aus einer zusammengerollten Lage durch plötzliche Streckung fortschnellen.

Ehe auf die beiden Hauptbewegungsformen näher eingegangen wird, muß eine Unrichtigkeit hervorgehoben werden, die an verschiedenen Stellen der Literatur anzutreffen ist.

Es wird ganz richtig angegeben, die Schlange bewege sich nie in senkrechter Ebene schlängelnd, und die alten Bilder, auf denen man diese Bewegung abgezeichnet sieht, seien falsch (64). Sonderbarerweise wird aber diese Bemerkung durch die unrichtige Angabe begründet, die Gelenkverbindung der Schlangenwirbelsäule lasse solche Krümmungen nicht zu. Dies ist vollkommen unrichtig, da man jederzeit sehen kann, daß Schlangen einen Teil ihres Vorderkörpers erheben, also die Wirbelsäule in senkrechter Ebene durchbiegen, oder daß sie beim Kriechen über Hindernisse tatsächlich, freilich mit Unterstützung durch das Hindernis, senkrecht stehende Wellen bilden.

Die Bewegung der Wirbelsäule in der Sagittalebene ist also keineswegs beschränkt, dagegen ist sie in bezug auf Rotationsbewegung so stark beschränkt, daß man sagen kann, Rotation des Schlangenkörpers ist völlig ausgeschlossen (vgl. Teil II, 2).

Die Schlangen bewegen sich, sobald sie größere Strecken zu durchmessen haben oder größere Geschwindigkeit erreichen wollen, durch Schlängeln.

Der Mechanismus dieser Bewegung ist nicht einfach zu übersehen, weil dabei alle Teile des Körpers gleichzeitig Bewegungen ausführen, die nur in ihrer Gesamtheit wirklich zweckmäßig fördernd wirken. Während bei der Bewegung anderer Tiere bestimmte Teile des Körpers, in den bekanntesten Beispielen die Extremitäten, an einer Stelle des Bodens haften, und der übrige Körper von diesen festen Punkten aus fortgeschoben wird, ist es bei der Schlängelbewegung nicht ein und derselbe Teil des Körpers, der am Grunde

Halt gewinnt, sondern ein stetig wechselnder Anteil des Körpers. Indem nämlich jeder Teil des Körpers vom Halse an eine bestimmte Reihe von Krümmungen und Streckungen ausführt, entsteht die Gesamtwirkung, daß der Körper der Schlange seitliche Wellen schlägt, und indem diese Wellen von vorn nach hinten ablaufen, und jede Welle bei diesem Ablauf einen gewissen Widerstand am Boden findet, wird der Körper nach vorn geschoben. Um dies im einzelnen klar zu machen, stelle man sich einen Schlangenkörper vor (Fig. 52), der nahe am Halse eine einzelne U-förmige Ausbiegung nach links macht (1 der Figur), im übrigen völlig gestreckt ist. Wenn nun der Teil der Biegung, der dem Halse zunächst liegt, sich streckt, während zugleich der nächstfolgende gerade Schenkel des U sich krümmt, und ferner ebenfalls zugleich die erste Ecke am Boden des U sich streckt, während der Boden sich zu krümmen beginnt, und weiter, ebenfalls zugleich, die zweite Ecke des U sich streckt, während der zweite Schenkel sich krümmt, und endlich, immer noch zugleich, die Stelle, an der das U in den Körper übergeht, sich streckt, während der unmittelbar daran anstoßende Teil des Körpers sich krümmt — dann ist die Gesamtwirkung aller dieser gleichzeitigen Bewegungen, daß die U-förmige Biegung um ein Stück tiefer am Schlangenleib hinabrückt (2 der Figur). Es ist nun leicht dieselbe Betrachtung auf den Fall zu übertragen, daß eine solche U-förmige Biegung nach links, und eine ebensolche nach rechts gleichzeitig vorhanden sind, und gleichzeitig die beschriebene Umlagerung durchmachen. Um dies in der Anschauung zu erleichtern, kann man sich zwischen beiden Biegungen noch ein Stück gestreckten Körpers liegend denken (3 der Figur). Nun ist nur noch ein Schritt, die eine Biegung glattweg in die Biegung nach der anderen Seite übergehend zu denken (4 der Figur), und man hat dann die am Schlangenkörper ablaufende Wellenbewegung in ihre einzelnen Krümmungs- und Streckbewegungen aufgelöst.

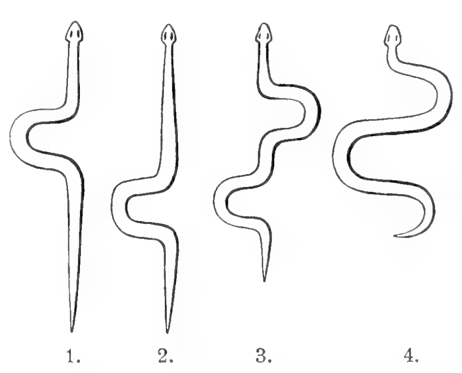


Fig. 52. Schema der schlängelnden Bewegung. 1. Eine seitliche Welle im vorderen Teil des Schlangenleibes. 2. Dieselbe Welle nach hinten verschoben. 3. Zwei getrennte Wellen nach beiden Seiten. 4. Uebergang der Wellen in fortgesetzte Schlängelung.

Für die Ortsbewegung des ganzen Körpers ist es natürlich gleichgültig, aus welchem Stück des Körpers eine solche Welle gerade besteht, um so mehr, als der ganze Körper ja in allen Teilen ziemlich genau gleichartig gebaut ist. Mithin kommt für die Ortsbewegung nur die Tatsache in Betracht, daß die wellenförmigen Biegungen nach hinten rücken. Da hierbei die ganzen querliegenden Teile der Wellen und das längsliegende Stück am Wellengipfel (der Boden des U) nach hinten rücken, und dabei einen Widerstand am Boden finden, so wird mit derselben Kraft, mit der diese Teile gegen den Widerstand drücken, der Körper nach vorn geschoben.

Damit diese Bewegung den Körper schnell forttreibe, ist es not-

wendig, daß alle die beschriebenen Einzelbewegungen gleichzeitig und in stets von neuem beginnender Folge ablaufen. Jede einzelne Bewegung an sich kann nur wenig zur Fortbewegung beitragen, indem sie sich aber längs des Körpers fortsetzt und immer wieder erneut wird, gewährt die Gesamtheit aller dieser Bewegungen sogar einen sehr energischen Antrieb. Man hat versucht, die Koordination dieser Bewegungen durch einzelne Reflexe von jeder Körperstelle aus zu erklären, aber nach meiner Ansicht deshalb mit Unrecht, weil die ganze Mechanik des Schlangenleibes es mit sich bringt, daß die einzelnen Teile fortwährend in wechselnden Rollen in Beziehung auf den Gesamtkörper gebraucht werden. Wenn die Schlange bei ihrer gewöhnlichen Fortbewegung einer so verwickelten Bewegungsform bedarf, so ist anzunehmen, daß die erforderliche Koordination schon im Nervensystem begründet ist, so daß die einzelnen Teile der Bewegung nicht mehr unabhängig voneinander durch Reflexe bedingt sein können.

Strasser (134) hat den Mechanismus der Schlängelbewegung in bezug auf die Bewegung im Wasser, mit besonderer Berücksichtigung der Fische, ausführlich behandelt. Vieles von dem dort Gesagten paßt auch auf die Schlängelbewegung auf festem Boden.

Marey (96) gibt Abbildungen der kriechenden Schlange, die dem obigen Schema entsprechen.

Die zweite Art der Bewegung der Schlangen, das eigentliche Kriechen, dient ihnen für langsamere Ortsbewegung, und kann in seiner reinen Form so beschrieben werden, daß der Körper, seiner vollen Länge nach gerade auf dem Boden ausgestreckt, vorwärts gleitet. Owen (112, Bd. 1, p. 269) bespricht diese Bewegungsweise, wie folgt: „Die Schlangen können aber auch ohne jede Krümmung langsam auf geheimnisvolle Weise geradeaus dahingleiten. Hat der Beobachter den Mut, seine Handfläche der Schlange in den Weg zu legen, so fühlt er, indem ihr Körper über seine Finger gleitet, daß seine Haut wie von den Kanten einer Anzahl dicht aufeinander gepackter Papiermesser angegriffen wird, die dann eines nach dem anderen, nachdem sie ihre Kante eingedrückt haben, auf die Fläche gewendet werden. Die Haut ist sozusagen von den Kanten der steifen kurzen, aber breiten quergestellten, hornigen Bauchschilder erfaßt worden, die dazu aufgerichtet oder senkrecht gestellt worden sind und wieder flach an den Körper gelegt werden, wenn der Zweck, einen festen Halt zu gewinnen, erreicht worden ist. Jedes Bauchschild bildet einen festen Drehpunkt in der Gangebene, um den sich das mit dem Bauchschild verbundene Rippenpaar dreht, und dadurch die Wirbelsäule in Bewegung setzt. Es handelt sich geradezu um ein Schreiten, wobei die Schrittlänge von der Winkelgröße abhängt, um die sich das Rippenpaar bewegen kann, und von der gleichen Größe des Abstandes zwischen Bauchschild und Wirbelsäule.“ Da diese Größen beide nicht sehr hohe Werte erreichen, und da die Bewegung erst durch die ganze Reihe solcher kurzen Bauchschritte auf den ganzen Körper übertragen wird, so hat die Bewegung die Form „langsamen Gleitens“.

Eine dritte Art Ortsbewegung schreibt Hutchinson (69) den Schlangen zu, daß sie nämlich an der Bauchfläche ein Vakuum sollen erzeugen können, mit dem sie sich an eine geeignete Unterlage ansaugen.

Von vielen Schlangenarten wird berichtet, daß sie springen können (14). Dazu ist erforderlich, daß sie durch plötzliche Streckung des

Körpers dem Schwerpunkt eine so große Beschleunigung nach oben zu erteilen imstande sind, daß sie die Beschleunigung nach unten durch die Erdanziehung übertrifft. Die meisten Schlangen sind dazu allerdings nicht imstande, aber von der Uräusschlange und den Baumschlangen ist bekannt, daß sie sogar ziemlich weite Sprünge machen. Die Bewegungsform braucht dabei von derjenigen nicht wesentlich abzuweichen, mit der alle Schlangen sich auf ihre Beute loszuschnellen pflegen.

Von der Blindschleiche gibt Leydig (81) an, sie unterscheide hinsichtlich ihrer Bewegungen sich dadurch von den eigentlichen Schlangen, daß sie nur, wo sie durch Hindernisse gezwungen ist, scharfe Biegungen macht, sich aber im allgemeinen in flachen Kurven ringle.

D. Ortsbewegung der Amphibien auf festem Boden.

Unter den Bewegungen der Amphibien ist vor allem die Bewegung der Frösche genauer untersucht worden, weil sie so allgemein als Versuchstiere im Laboratorium benutzt werden, und es für manche Beobachtungen erforderlich war, die normale Bewegungsweise der Frösche kennen zu lernen. So haben sich Ludwig und W. B. Lombard (86, 87) der Mühe unterzogen, die Reihenfolge und Zeitdauer der Zusammenziehungen festzustellen, die die einzelnen Muskeln des Froschbeines bei einer Bewegung ausführen. Lombard hat dabei Sätze aus der allgemeinen Muskelmechanik gefunden, die vorher nur Otto Fischer auf theoretisch mechanischem Wege gefunden hatte. H. E. Hering (65) hat ebenfalls die Mechanik der Beinbewegungen beim Frosch mit Rücksicht auf die Innervationsverhältnisse untersucht.

Bei langsamerer Bewegung kriecht der Frosch, indem er alle 4 Extremitäten der Reihe nach einzeln setzt, wie andere vierfüßige Tiere beim Gange. Will er schneller vorwärts kommen, so hüpft er, indem er die beiden Hinterbeine aus vollster Beugung in vollste Streckung überführt, und auch auf die Hinterbeine wieder zur Erde kommt, wobei die Vorderbeine nur zur Stütze dienen.

Die Laubfrösche, auch junge Bombinator, haften an Blattflächen nach kraftvollem Ansprung vermittelst der Haftpolster ihrer Zehen. Ebenso vermögen Tritonen ihr eigenes Gewicht von 6,6 g und darunter durch die Klebrigkeit ihrer Haut zu tragen, und mithin sich an glatten Wänden zu halten, 124). Von Wittich (147) führt das Haften der Laubfrösche ebenso wie Dewitz (30) auf die Absonderung klebrigen Sekretes zurück.

E. Ortsbewegung von Fischen auf dem Lande oder am Grunde (55).

Von den Fischen zeigen viele Arten Bewegungsformen, die denen der Lauftiere auf der Erdoberfläche anzureihen sind, da sie ein Gehen auf dem Grunde des Wassers darstellen. Einige Arten verlassen sogar das Wasser und bewegen sich tatsächlich in der Luft auf festem Boden. *Ceratodus* soll an Land oder wenigstens aufs Ufer gehen, doch sind die Extremitäten, die aus einem gelenkigen Knochenstrahl

mit Flossensäumen bestehen, zu schwach und biegsam, als daß man dieser Behauptung Glauben schenken dürfte (55).

Bei einigen Schleimfischen (Blenniidae) ist die Bauchflosse rudimentär geworden, dient aber als Kriechfuß.

Die Grundeln (Gobiidae) bewegen sich mit Hilfe ihrer Brustflossen laufend auf dem Grunde. Bei dem Seehasen, *Cyclopterus lumpus*, ist zwischen den Bauchflossen eine Haftscheibe ausgebildet, mit der er sich an Felsen ansaugen kann.

Beim *Periophthalmus* sind die Bauchflossen, ähnlich wie beim *Cyclopterus*, zum Teil verwachsen, und die Brustflossen zu förmlichen Vorderbeinen umgebildet. Zugleich sind die Augen sehr beweglich, und sollen für das Sehen in Luft wie in Wasser tauglich sein. Der Fisch verläßt gewohnheitsmäßig zur Ebbezeit das Wasser und verfolgt die zurückgelassenen Seetiere auf dem Strande (Fig. 53).

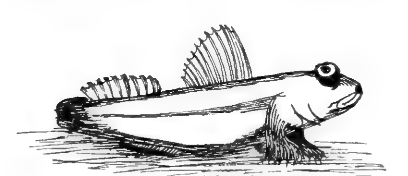


Fig. 53. *Periophthalmus*. Nach Günther.

Von den Trigliden benutzt *Scorpaena* ihre starken Brustflossenstacheln zum Wühlen im Sande und zur Fortbewegung durch Kriechen.

Die Familie Pediculati ist eben durch die Ausbildung der Brustflossen zu Armen gekennzeichnet. Das bekannteste Glied dieser Familie ist der Anglerfisch *Lophius piscatorius*. Dieser hat im Körperbau Aehnlichkeit mit den Rochen, indem das Maul und der Kopf so breit sind, daß Rumpf und Schwanz nur einen Anhang dazu bilden. Die Armflossen sind weit nach hinten gerückt, und stehen gleichsam wie zwei Nebenschwänze seitlich ab. Die Carpalstücken sind wie Arme frei beweglich. Der Fisch kriecht auf dem Grunde umher und lauert stilliegend auf die Beute, die durch seine beweglichen Rückenstacheln mit köderartigen Anhängen angelockt werden soll.

Die Labyrinthfische zeichnen sich durch ein über der Kiemenhöhle gelegenes Organ, das Labyrinth, aus, das aus einer Höhle besteht, die durch zahllose feine Knochenblättchen in rosettenartiger Anordnung erfüllt ist. Dies Organ dient zur Luftatmung und ermöglicht es den Labyrinthfischen, längere Zeit außerhalb des Wassers zuzubringen. Ihre Schwimmblase ist außerordentlich groß, reicht bis zum Schwanz, und teilt sich hinten in zwei Zipfel.

Unter ihnen steht der Kletterfisch (*Anabas scandens*) durch seine Bewegungsweise einzig da, weil er nicht nur vermöge seiner Flossen auf dem trockenen Lande kriechen, sondern sogar klettern kann. Daldorf hat im Jahre 1791 eigenhändig einen Kletterfisch am Stamme einer Palme gefangen, die er schon bis zu 5 Fuß Höhe erstiegen hatte. Der Fisch hielt sich mit den präopercularen Stacheln an dem Baum fest, bog seinen Schwanz, stemmte die Analstacheln ein, und schob sich damit höher hinauf, um von neuem Halt mit den Vorderstacheln zu nehmen.

Mechanismen zur Bewegung der Flossenstrahlen. Im Anschluß an diese Bewegungsvorgänge bei den Fischen ist auch der Mechanismen zu gedenken, durch die bei vielen Arten die Flossenstrahlen festgestellt werden können.

Otto Thilo (136) hat diese Mechanismen besonders sorgfältig untersucht und ihre verschiedenen Arten zum Teil durch Modelle veranschaulicht.

Beim Stichling *Gasterosteus* sind die Stacheln mit je zwei Verlängerungen versehen, die in kreisförmig gekrümmten Scheiden gleiten. Ein Druck der quer gegen die Stacheln wirkt, kann sie nicht umlegen, weil sich die Verlängerungen in ihren Scheiden verklemmen, wenn aber die Muskulatur zieht, die genau in der Richtung der Tangente des Kreises wirkt, legt sich der Stachel ohne Widerstand um.

Bei *Triacanthus* ist an den beweglichen Stacheln ein Vorsprung, der bei einer bestimmten Stellung des Stachels in Vertiefungen paßt, so daß er die Bewegung nicht hemmt, bei der geringsten Drehung des Stachels um seine Längsachse kommt dagegen der Vorsprung in eine andere Lage, in der er sich gegen die Ränder der Vertiefung stemmt und die Bewegung des Stachels hemmt, so daß dieser feststeht.

Bei *Monacanthus* ist hinter dem vorderen Flossenstrahl ein kleiner beweglicher Strahl vorhanden, der einen keilförmigen Vorsprung trägt. Wenn der vordere Strahl aufgerichtet ist, kann auch der kleine Strahl dahinter aufgerichtet werden, und rückt mit seinem Vorsprung in den Raum ein, den der Vorderstrahl in niedergelegter Lage ausfüllen würde. Dann ist also der vordere Strahl in aufgerichteter Stellung festgekeilt, und kann sich nur senken, wenn vorher der zweite Strahl fortgezogen ist.

Bei den Welsen finden sich ähnliche Einrichtungen, die denselben Zweck noch auf andere Art erfüllen.

Alle diese Sperrvorrichtungen dienen den Fischen teils dazu, zum Zweck der Ortsbewegung die Flossen gespannt zu erhalten, teils um die Flossenstrahlen als Stütz- oder Haftorgane in festgestelltem Zustande benutzen zu können, teils auch, um die Stacheln als Schutzwaffen feststehend zu machen.

F. Ortsbewegung der Mollusken auf festem Boden.

1. Gang der Cephalopoden.

Die meisten Mollusken bewegen sich durch Kriechen auf dem Grunde der Gewässer, die sie bewohnen, in langsamer und höchst unvollkommener Weise. Weit vollkommener ist vom mechanischen Standpunkt aus die Bewegung der Landschnecken.

Auch die Cephalopoden vermögen sich schnell und gewandt von Ort zu Ort zu bewegen, so daß ihr Kriechen auf dem Meeresgrunde geradezu als Gang bezeichnet worden ist. Dabei sind die Spitzen der Arme eingerollt, die Arme selbst als Stützen nach unten gestreckt, der Körper hängt hinten herunter, der Kopf mit den Augen ist nach oben und vorn gerichtet. Ob eine bestimmte Folge der Extremitäten bei jedem „Schritt“ beobachtet werden kann, ist unbekannt.

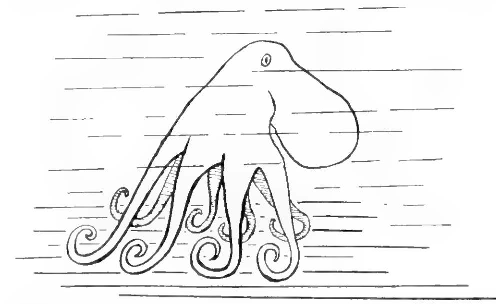


Fig. 54. Gang von *Octopus*. Nach v. MARTENS (63).

So berichtet H. LICHTENSTEIN (83), daß aus dem Wasser gezogene Eledonen sich um nahe an 7 Fuß in der Minute mit gleichförmiger Geschwindigkeit fortbewegten, indem die Spitzen ihrer Arme in gleichmäßigem Tempo abwechselten. Dicht am geneigten glatten Strande angelangt, nahmen sie Luft in den Körper auf, und rollten sich in das Wasser.

Auf unebenem Grunde bewegen sich die Cephalopoden dagegen, indem sie Fangarme nach vorn ausstrecken und vermittelst ihrer Saugnäpfe am Grunde befestigen, worauf sie den Körper nachziehen. Die Kraft und Zähigkeit der Arme ist sehr groß, so daß es nicht wundernehmen kann, daß von den sagenhaften Riesenkraken geglaubt worden ist, daß sie ganze Schiffe in die Tiefe zu ziehen vermöchten.

Die größten Exemplare der zehnarmigen Tintenfische sollen 3 m lang sein und Arme von 9 m Länge haben. Von einem nur 1 m langen mit 3 m langen Armen, der im Museum zu Drontheim aufbewahrt wird, wird berichtet, daß drei Fischer Mühe hatten, ihn lebend ans Land zu ziehen (63).

2. Haften und Bewegung von Muscheln.

Die Muscheln haben zum Teil die Fähigkeit, sich durch Absonderung eines klebrigen Saftes, der im Wasser zu festen Fäden erstarrt, an ihre Umgebung anzuheften. Die Fäden können nach Bedarf an ihrer Ursprungsstelle wieder erweicht werden, so daß sie an den Anheftungsstellen haften bleiben, während die Muschel frei wird. Diese Fäden, die bei der Steckmuschel (*Pinna*) besonders lang und seidenähnlich sind, werden Byssus genannt. Die Fäden kommen von der Unterseite des Fußes, nahe seiner Wurzel, und treten durch die Schalenöffnung meist nahe am Schloß aus. Andere Muscheln kitten mit einer erhärtenden Masse eine ihrer Schalen fest an den Grund. Bei einigen Arten wird stets dieselbe, bei anderen beliebig eine oder die andere Schale festgeklebt (vgl. 137, 48).

Die Muscheln, die sich frei bewegen, schieben und ziehen sich durch Bewegungen des Fußes auf dem Grunde hin. Fischer (42) teilt die Muscheln nach der Art dieser Bewegung in gleitende (glisseurs) und schreitende (arpenteurs).

Auch das Oeffnen und Schließen der Schalen spielt eine gewisse Rolle, insbesondere vermag *Pecten* durch diese Bewegung sich sogar frei im Wasser umherzuschnellen.

Dreissensia polymorpha Pall., die in den hiesigen Flußläufen so überaus häufige Muschelart, soll nach Frenzel (46) ebenfalls durch Oeffnen und Schließen der Schale, sogar durch Ausstoßen von Wasser aus den Kiemen sich erst in eine passende Lage bringen, um dann in der gewollten Richtung, meist auf das Licht zu, in gerader Linie, aber äußerst langsam, zu kriechen. Dabei wird entweder der Fuß vorangestreckt, mit der Spitze am Grunde festgeheftet, und das Tier zieht sich dann vorwärts oder der Fuß wird zum Fortschieben gebraucht.

Eine besondere Bewegungsform weisen die Bohrmuscheln auf, deren verschiedene Arten sich in ganz verschiedene Stoffe, Holz und verschiedene Gesteine einbohren. Der Körperbau und die Form der Schale, die in einigen Fällen langgestreckt zylindrisch ist, sind dieser Tätigkeit angepaßt. Es ist viel darüber gestritten worden, ob die Muscheln auf rein mechanischem oder auf chemischem (58) Wege bohren. Besonders die Art, wie die Arbeit beginnt, ist rätselhaft, weil das Tier zu dieser Zeit noch keinen Halt an dem Stoff hat, den es bearbeiten will. Nach Berndt (5) beginnt das Tier damit, sich an die Unterlage festzukitten, und setzt dann seinen Bohrmechanismus in Bewegung. Dieser besteht bei *Pholas* aus einer An-

zahl scharfer, feilenartig wirkender Leisten auf dem vorderen Schalenende, die, nachdem der Fuß sich nach Art einer Saugscheibe im Gange festgeheftet hat, durch drehende Bewegung der ganzen Schale den Boden des Bohrloches angreifen.

3. Bewegung der Schnecken.

Ueber die Bewegung der Schnecken auf dem Lande ist viel geschrieben worden (vgl. das Literaturverzeichnis bei Car, 20; ferner 128, 7, 44), ohne daß Klarheit darüber erreicht worden wäre, auf welche Weise eigentlich die Fortbewegung zustande kommt.

Das Bewegungsorgan ist der Schneckenfuß, der, wie der der Muscheln, aus einer mannigfach verflochtenen Masse von Muskelfasern besteht. Die „Sohle“ des Fußes ist mit Flimmerepithel bekleidet und sondert massenhaft Schleim ab.

Die Schnecken gleiten nun, indem die ganze Sohlenfläche dauernd dem Boden aufliegt, mit gleichförmiger Geschwindigkeit vorwärts. Was die Erscheinung noch rätselhafter macht, ist der Umstand, daß gewisse Wasserschnecken, mit dem Fuße nicht gegen eine feste Fläche, sondern gegen die Wasseroberfläche gerichtet, in derselben Weise durch das Wasser zu gleiten vermögen.

Car (20) kommt zu dem Schluß, daß einzelne Teile der Sohlenfläche gelüftet werden, so daß an diesen Stellen geringere Reibung herrscht, und daß dann, durch Längskontraktion im vorderen Teile jeder solchen gelüfteten Stelle, der hintere Teil nach vorn gezogen wird. Wird nun dieser Teil gegen den Boden gestemmt und gleichzeitig wieder zurückbewegt, während die Umgebung gelüftet wird, und findet dieser ganze Vorgang mit einer gewissen Regelmäßigkeit auf allen Teilen der Sohlenfläche statt, so muß die ganze Sohle allmählich nach vorn verlagert werden. Man kann diesen Vorgang auch so beschreiben, daß auf der Sohlenfläche durch die in ihr enthaltenen einander vielfach durchkreuzenden Muskelbündel eine Reihe von Wellen gebildet wird, die von vorn nach hinten verlaufen. Indem die Wellenberge allein die Last des Tieres tragen und deshalb fester auf die Unterlage drücken, wirkt jeder Wellenberg auf die Bodenfläche, wie das durch Dampfkraft gedrehte Triebrad einer Lokomotive auf die Schienen und schiebt den Schneckenkörper vorwärts.

Daß eine „wellenförmige Bewegung“ vorliege, haben auch schon andere Beobachter angegeben (Biedermann, 7), aber der Mechanismus ist früher nie so einleuchtend angegeben worden, wie durch die Angabe von Car, daß der Fuß stellenweise gelüftet oder wenigstens entlastet werde.

Daneben spielt nach anderen Beobachtern die Schleimabsonderung eine gewisse Rolle, insbesondere wird angegeben, daß die Schnecken an Schleimfäden im Wasser auf- und absteigen sollen. W. Harte (53) beschreibt, das *Limax arborum* sich an Schleimfäden von Baumästen herablasse wie eine Spinne.

Ueber die Geschwindigkeit der Landschnecken hat Olshausen (109) eine Reihe von Angaben zusammengestellt, die zwischen 0,6 und 3,3 mm schwanken.

Den höchsten Wert erreicht die große schwarze Schnecke ohne Haus, fast ebenso schnell bewegt sich die kleine Ackerschnecke *Limax agrestis.*

Interessant ist die Bemerkung von Künkel (75): „Die jungen Tiere sind schneller, weil die Last relativ kleiner ist“, ein Beweis, daß auch hier der oft wiederholte Satz vom Einfluß der Größe gültig ist.

G. Ortsbewegung der Arthropoden.

Die Bewegung der Arthropoden im allgemeinen. Die Bewegung der Arthropoden unterscheidet sich äußerlich von der der Wirbeltiere wie von der der Mollusken durch die Verschiedenheit im Bau des Körpergerüstes. Der Körper ist bei den meisten Arthropoden mit einem Panzer bekleidet, der durch die Muskeln von innen in Bewegung gesetzt wird. Für die Mechanik der Bewegungen entsteht dadurch allerdings kein wesentlicher Unterschied, abgesehen davon, daß die Chitinhülle den Gangwerkzeugen außerordentlich mannigfaltige Form in Gestalt von Borsten, Krallen und Haken aller Art verleiht. Auch die Beweglichkeit ist eine andere als die der Tiere mit innerem starren Skelett, insofern die Elastizität der Chitingebilde Biegungen ohne eigentliche Gelenkbildung in viel größerem Umfange gestattet, als die Knochen- und Knorpelgerüste der Wirbeltiere.

1. Insekten.

a) Allgemeines.

Die Bewegungen der Insekten sind so mannigfaltig wie ihre Gestalten.

Die Maden, Larven und Raupen sind hinsichtlich ihrer Bewegungsweise zum Teil den Würmern an die Seite zu stellen. Burmeister (16) teilt ihre Bewegungweise in 3 Formen: Spannen, Gehen, Springen. Die erste dieser Gangarten ist am deutlichsten bei den sogenannten Spannerraupen ausgeprägt. Diese fassen bei langgestrecktem Körper mit ihren vorderen Fußpaaren Halt und ziehen dann, indem sie den Leib hufeisenförmig zusammenkrümmen, das Hinterende dicht an das Vorderende heran. Dort greifen dann die hinteren Fußpaare zu und halten den Hinterkörper fest, während der ganze Körper in schräger Richtung nach aufwärts schnurgerade gestreckt, und langsam auf die Unterlage wieder gesenkt wird. Von dieser Bewegung, die an das Niederlegen einer Meßstange oder einer gespannten Meßkette erinnert, soll die Bezeichnung „Spanner“ genommen sein. Die Spannerraupen bedienen sich also nur der vorderen und hinteren Fußpaare, die übrigen Bauchfüße fehlen überhaupt, wodurch die scharfe Krümmung beim Schreiten erleichtert wird.

Andere Raupen gehen zum Teil in ähnlicher, nur weniger ausgeprägter Weise. Von den sechsbeinigen Larven gibt Burmeister an, daß sie sich derselben Ordnung beim Vorsetzen der Beine bedienen wie die Insekten (s. weiter unten).

Die Larve von *Musca vomitoria* geht wurmartig durch Bewegung ihrer Leibesringe, die von *Eristalis tenax* mit Hilfe von Stacheln und Borsten an den Fußwarzen.

Der Mechanismus der Befestigung der als Stützpunkte dienenden Teile ist, wie schon aus diesen Angaben hervorgeht, verschieden. Burmeister (16) spricht von saugnapfartiger Befestigung, während Dewitz (31) das Haften der Füße auf klebriges Sekret zurückführt. Für

die Schmetterlingsraupen nimmt auch Dewitz an, daß sie ohne Sekret Griff nehmen können, dagegen hat er bei Blattwespenraupen Sekret gefunden.

Ueberraschend ist, daß viele Larven und Maden, obschon sie durchaus keine Fähigkeit zu kräftiger und ausgiebiger Bewegung zeigen, sich dennoch durch äußerst widerstandsfähiges Material hindurchzudrängen vermögen. So ist, wie Leisewitz (80) hervorhebt, der Engerling, die Larve des Maikäfers, nicht imstande, auf der Erde mit seinen Beinen zu kriechen, denn er behält stets eine zusammengekrümmte Stellung bei, bei der das Hinterende fast den Kopf berührt. Seine einzige Bewegung besteht darin, daß durch Zusammenziehen und Strecken der mittleren Leibessegmente das Hinterende als Ganzes dem Kopfe mehr genähert oder auch davon entfernt wird. Dadurch kommt auf einer Fläche durchaus keine Ortsbewegung zustande. In der Erde dagegen verhält sich das Hinterende etwa wie ein Muschelfuß, es dient dem ganzen Körper als Stützpunkt, so daß das Vorderende durch Hin- und Herrücken allmählich Raum gewinnt, worauf dann auch das Hinterende mit einem Ruck in eine neue Stützstellung gebracht werden kann. Dabei befinden sich die Beine in steter Bewegung, die wellenartig von vorn nach hinten abläuft, doch hält Leisewitz die Rolle der Beine bei der Ortsbewegung nur für nebensächlich.

Noch härteres Material bearbeiten in ähnlicher Weise die Holzwürmer, an denen Leisewitz nachgewiesen hat, wie die Verteilung von Borsten und Stacheln an verschiedenen Segmenten des Leibes, insbesondere am Hinterende, genau der Bewegungsweise der betreffenden Arten entspricht, die sich bald mit einer, bald mit der anderen Stelle ihres Körpers in ihren Gängen festklammern.

Die Larve von *Xiphedria dromedarius* Fabr. braucht dazu ihren Enddorn, bei der von *Hylobius abietis* L. sah Leisewitz Bewegungen, als stemme sie sich mit dem Rückenwulst an, bei Larven von *Cicindela* sind vorwärtsgerichtete Fortsätze vorhanden, die bei der Rückwärtsbewegung in Erdlöcher hinein nützlich sind.

b) Gang der Insekten.

Das eigentliche Gehen der dazu am besten befähigten Insekten, nämlich der Käfer und von diesen insbesondere der Laufkäfer, ist ganz ähnlich dem der vierfüßigen Wirbeltiere, nur daß statt der 4 6 Beine im Spiele sind.

Diese 6 Beine werden nach V. Graber (53, 54) zu je dreien zugleich oder annähernd zugleich gebraucht, indem jedesmal ein Vorderfuß und ein Hinterfuß einer Seite, und der Mittelfuß der anderen Seite einen Schritt vorwärts tun, während die anderen Beine den Rumpf unterstützen. Beim Vorwärtsgehen beginnt dabei der Vorderfuß die Bewegung, der Mittelfuß der Gegenseite folgt, und darauf das Hinterbein der ersten Seite. Es entsteht also die Reihenfolge: Vorderbein der einen, Mittelbein der anderen, Hinterbein der ersten Seite, Vorderbein der zweiten, Mittelbein der ersten, Hinterbein der zweiten Seite. Wie man sieht, kommt das Mittelbein einer Seite vor dem Vorderbein der gleichen Seite an die Reihe, es ist also hier ungefähr die gleiche Beinfolge wie beim Vierfüßer, nur daß sich noch das 3. Beinpaar anschließt. Carlet (21) und Wilkins (146) heben dies besonders hervor, indem sie irrtümlichlicherweise annehmen,

daß auch bei den Tieren mit größerer Zahl von Beinen stets die gleiche regelmäßige Bewegungsform stattfinde. Im übrigen bestätigen sie, wie auch Demoor (29) die im obigen gegebene Darstellung. Folgendes Schema macht die Reihenfolge der Schritte anschaulich (Fig. 55).

Dabei wackelt der Rumpf ein klein wenig hin und her, weil er bei jedem Schritte auf einer Seite nur von einem Bein unterstützt ist. Die mittleren Beine treten etwas weiter seitlich auf als die vorderen und hinteren. Die Vorderbeine beugen sich bei jedem Schritte, um den Körper nach vorn zu ziehen, die hinteren strecken sich, um ihn nach vorn zu schieben.

Bei einigen Insektenarten, z. B. bei den Grillen, ist auch das Rückwärtsgehen mit umgekehrter Reihenfolge der Beine ausgebildet. Dies ist ihnen deswegen nötig, weil sie sich in ihren Erdhöhlen nicht umdrehen können.

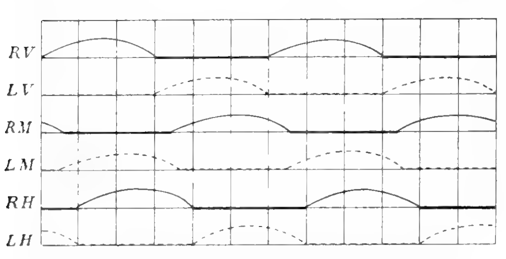


Fig. 55. Schema des Ganges der Laufkäfer.

Im einzelnen bestehen zwischen den verschiedenen Insekten mannigfache Abarten der Bewegungsformen, die auch in der Systematik berücksichtigt werden. Manche Arten, so die Falter, einige Netzflügler, Zwei- und Hautflügler treten nur mit den Endgliedern auf, dagegen können die eigentlichen Laufkäfer als „Sohlengänger“ bezeichnet werden, da sie mit den Endstacheln der Tibia auftreten und die Fußglieder auf dem Boden ruhen lassen (53). Die Füße selbst bieten sehr verschiedene Formen, da sie mit Haken, Krallen, Borsten und Schwielen ausgestattet sind, die durch besondere Muskeln in verschiedener Weise bewegt werden können (25).

Ueber die Kraft der Insekten hat Plateau (102) Versuche gemacht, von denen schon im ersten Teil die Rede war.

Ueber die Geschwindigkeit der Insekten hat Olshausen (109) einiges Material zusammengebracht:

Ameise, verfolgt	150	mm	*Coccinella septempunctata*	40	mm
Mistkäfer	39—40	„	„ versch. Species	15—17,5	„
Geotrupes stercorarius	10	„	Bärenraupe	15—18	„
„ *vernalis*	12	„			

Nach Demoor (29) gehen auch die Skorpione auf 6 Beinen nach dem gleichen Schema wie die Insekten. Marey (96) gibt hiervon Serienbilder. Da die Insekten an senkrechten Wänden und selbst an wagerechten Flächen nach unten hängend mit Leichtigkeit umherlaufen, so werden ihnen häufig Saugplatten zugeschrieben, mit denen sie sich beim Aufsetzen der Füße festsaugen sollen. Insbesondere gilt dies von der Stubenfliege (Dewitz, 31). Indessen gibt Dewitz (33) an, daß wirkliche Saugscheiben an Insekten nur bei dem Schwimmkäfer *Dytiscus* und gewissen Milben zu finden seien (57). Beim Schwimmkäfer hat nur das männliche Geschlecht Saugscheiben an den Vorderbeinen, die dazu dienen, bei der Begattung an dem Rückenschilde des Weibchens haften zu können. Bei den Fliegen und anderen

Insekten, denen Saugscheiben zugeschrieben worden sind, finden sich dagegen nur Haftpolster, die mit Hilfe eines klebrigen Sekretes dem Fuße Halt geben. Ueber diesen Punkt haben sich Dahl (22), Emery (35) und Dewitz (31) übereinstimmend gegen Simmermacher (129) geäußert, der eine Saugwirkung angenommen hatte.

Bei manchen Insekten weicht der Gehmechanismus dadurch von der allgemeinen Regel ab, daß nur die hinteren beiden Beinpaare zur Bewegung gebraucht werden. So ist bei den Mantiden das vorderste Beinpaar zu Angriffswaffen ausgebildet, die beim Gehen über dem Kopf erhoben getragen werden können. Bei den Müllermücken dienen ebenfalls nur die beiden hinteren Beinpaare zum Laufen (s. weiter unten, 68). Die Bewegung soll dann der der vierfüßigen Tiere entsprechen.

Aehnliches beobachtete Carlet (21) an Insekten, die durch Abschneiden von Beinen zu Vierfüßern gemacht worden waren.

c) Sprung der Insekten.

Bei vielen Insekten sind die hintersten Beine besonders als Sprungbeine ausgebildet. So sind bei den Heuschrecken Ober- und Unterschenkel fast von gleicher Länge wie der Körper und mit verhältnismäßig sehr starker Muskulatur versehen. Sie werden zum Sprung ganz aneinandergelegt und dann plötzlich gestreckt, so daß der ganze Körper um eine verhältnismäßig sehr große Strecke mit großer Kraft fortgetrieben wird und dadurch einen Sprung macht. Nach dem wiederholt erörterten Satz, daß ein kleineres Tier verhältnismäßig größere Muskelkraft hat, sind die Sprünge der Insekten im Verhältnis zu ihrer Größe ungeheuer viel höher und weiter als die anderer springenden Tiere. Der Floh z. B. soll das Zweihundertfache seiner eigenen Länge emporspringen können.

Bei den Heuschrecken wird außerdem der Sprung durch die Flügel unterstützt, ähnlich wie bei den fliegenden Fischen.

Bei den Thysanuren ist das hintere Ende des Abdomens zum Sprungwerkzeug ausgebildet. Es hat die Form einer Gabel, die unter die Bauchfläche eingeschlagen werden kann, so daß sie mit beiden Zinken zwischen den Vorderbeinen auf dem Boden ruht. Wird sie nun plötzlich gestreckt, so schnellt sie den ganzen Körper empor. Die Poduren springen auf diese Weise sogar von der Wasserfläche aus empor (52, 53).

Einen zwar vereinzelten, aber für die vergleichende Bewegungslehre theoretisch sehr wichtigen Fall bildet die Sprungweise der Schnellkäfer (Elateriden). Diese haben die eigentümliche Fähigkeit, wenn sie auf dem Rücken liegen, sich durch eine plötzliche Krümmung hoch in die Luft zu schnellen, während sie sich auf andere Weise kaum aus dieser Lage befreien können. Nach Burmeister (16) findet dabei infolge der Massenverteilung des Körpers regelmäßig ein Ueberschlagen in der Luft statt. Diese Bewegungsweise ist um so interessanter, weil ihr ein besonderer Mechanismus zugrunde liegt. Am Prothorax befindet sich ein Dorn, der bei Ueberstreckung des Körpers in eine Vertiefung am Mesothorax eingreift. Wenn nun die Beugemuskeln des Rumpfes sich verkürzen, kann sich der Körper nicht krümmen, und die Muskeln werden gespannt, bis der Käfer den Dorn abgleiten läßt, und nun die elastische Spannung der Muskeln sich in

urplötzlichem Zusammenschnappen des Körpers äußert (s. auch Literatur zu Teil I, 210).

Der Vorteil, der durch die anfängliche Hemmung gewährt wird, ist ein doppelter (62): 1) ist nach dem Schwannschen Gesetz die Kraft, mit der die Muskeln sich verkürzen um so größer, je weniger sie sich verkürzt haben, und 2) wirkt die elastische Spannung merklich schneller als die willkürliche Zusammenziehung. Jedermann weiß, daß die Fingerspitze viel schneller und kräftiger bewegt werden kann, wenn sie, wie es beim „Schnippen mit den Fingern“ geschieht, zuerst durch den Daumen gehalten und dann plötzlich freigelassen wird, als wenn sie durch eine ungehemmte Muskelkontraktur bewegt wird. Haycraft (61, 62) weist darauf hin, daß auch die Käsemaden sich derselben Sprungweise bedienen, indem sie beide Enden des kreisförmig gekrümmten Körpers ineinander verhaken und dann durch eine gewaltsame Streckung auseinanderreißen, wobei der ganze Körper fortgeschnellt wird.

d) Bewegung der Insekten auf der Oberfläche des Wassers.

Eine besondere Stellung nimmt die Bewegungsform der Taumelkäfer (*Gyrini*) ein, die sich auf der Wasseroberfläche, aber doch nicht eigentlich schwimmend, bewegen. In mechanischer Beziehung gehört die Bewegung der Gyrinen mit der der Wasserspinnen oder Müllermücken zusammen und bildet eine besondere Art der Fortbewegung auf dem Wasser, die als ein Laufen auf der Oberfläche zu betrachten ist. Burmeister (16) erwähnt ausdrücklich, daß viele Wasserinsekten nicht schwimmen, sondern auf dem Wasser laufen.

Die mechanische Theorie dieser Bewegungsweise ist etwa folgende: Alle Teilchen einer Flüssigkeit üben aufeinander eine molekulare Anziehung aus, auf der die Kohäsion der Flüssigkeit beruht. Die Teilchen, die sich unmittelbar an der Oberfläche befinden, sind dieser Anziehung nur von unten her ausgesetzt, und daher verhält sich die ganze Oberfläche wie eine gespannte Haut, die fortwährend nach unten auf die tieferen Schichten einen Druck ausübt. Kommt mit der Oberfläche ein fester Körper in Berührung, so sind zwei Fälle zu unterscheiden. Entweder üben die Teilchen des Körpers eine stärkere Anziehung auf die Teilchen der Oberfläche als die Teilchen der tieferen Schichten, dann benetzt sich der Körper, und die Wasseroberfläche steigt an ihm empor. Dies ist die Kapillarwirkung. Oder die Teilchen des Körpers üben eine geringere Anziehung auf die Wasserteilchen, dann benetzt sich der Körper nicht, die Oberfläche strebt ihren Zusammenhang zu behalten und verhält sich ungefähr so, als sei sie von einer gespannten dehnbaren Haut überzogen. Dies ist die Ursache des Meniskus.

Der Körper der Gyrinen und Müllermücken ist nun unbenetzbar und so leicht, daß er durch die Oberflächenspannung des Wassers getragen wird. Ein *Gyrinus*, den ich gewogen habe, war 0,0102 g schwer, eine *Hydrometra* sogar nur 0,0078. Indem nun die Bauchfläche des *Gyrinus* oder die Fußspitzen der *Hydrometra* auf der Wasseroberfläche lasten, ohne benetzbar zu sein, drücken sie die Oberfläche ein, die sich so verhält, als sei sie mit einer Haut überzogen, und infolgedessen den Körper trägt. Es entsteht um den Körper des *Gyrinus*, der ringsum eine scharfe Kante hat, eine Vertiefung, eine Art Graben in der

Wasseroberfläche, um den herum sich das Wasser als Meniskus wölbt. Es ist erstens die Spannung der Oberfläche selbst, die als Tragkraft in Betracht kommt, daneben auch der Umstand, daß in der Vertiefung Luft unter der Wasseroberfläche steht, daß also Wasser verdrängt ist.

Da die Erscheinung der Kapillarität und der Meniskusbildung auf der Anziehung kleinster Teilchen beruhen und deshalb immer nur geringe Ausdehnung haben, kann diese Art der Bewegung auf dem Wasser nur bei kleinen Tieren vorkommen.

Die Ortsbewegung bringen die Gyrinen durch Schwimmstöße mit ihren Ruderfüßen hervor.

Die *Hydrometra* läuft auf dem Wasser, indem sie ihren sehr leichten Körper auf den beiden letzten Paaren ihrer langen dünnen Beine frei über dem Wasser trägt. Sie bietet also ein Beispiel vierfüßiger Bewegung unter den sechsbeinigen Insekten (Holmes, 68). Nur die untersten Glieder der Beine ruhen auf der Wasserfläche und drücken je eine kleine trichterförmige Vertiefung hinein. Die Bewegung kann vollkommen mit der verglichen werden, die ein Hund oder ein anderes vierfüßiges Tier beim Laufen über eine Wassermatratze zeigen würde. Man kann an den Kreiswellen und an dem Nachzittern der Fläche, wenn die Mücke plötzlich stillsteht, erkennen, daß die nachgiebige Oberfläche jedem Schritte ausweicht.

2. Spinnen.

Die Bewegung der Spinnen mit ihren 4 Beinpaaren bietet wieder andere mechanische Bedingungen. Nach der Untersuchung von Demoor (29) läßt sich die Bewegungsweise der Spinnen nicht, wie Joh. Müller (105) angenommen hatte, und wie Carlet (21) angibt und Gaubert (50) daraufhin auch beschreibt, auf ein einfaches Schema oder auf die Bewegungsform eines „verdoppelten Vierfüßers“ zurückführen. Demoor gibt vielmehr folgende Beschreibung: Das 1. und 4. Bein jeder Seite werden gleichzeitig niedergesetzt, aber da die vorderen Beine kürzer sind, bleibt das 4. länger tätig. Das 2. und 3. Bein jeder Seite wechseln miteinander ab. Die Beine der entgegengesetzten Seite machen dieselben Bewegungen in annähernd entgegengesetzten Zeiträumen. Dabei entsteht eine eigentümliche Einteilung der Beine, indem auf einer Seite das 1. und 2. zusammen vorn aufgesetzt sind, während das 3. und 4. sich noch nach hinten strecken. Auf der anderen Seite ist zur selben Zeit das 1. Bein schon vorgestreckt, das 2. steht noch hinten und wird eben vom 3. eingeholt, das 4. endlich steht noch ganz hinten. Aus diesen Angaben läßt sich obiges recht verwickelte Schema (Fig. 56) ableiten, das, wie man sieht, keinerlei Beziehung zu den Gangarten anderer Tiere erkennen läßt.

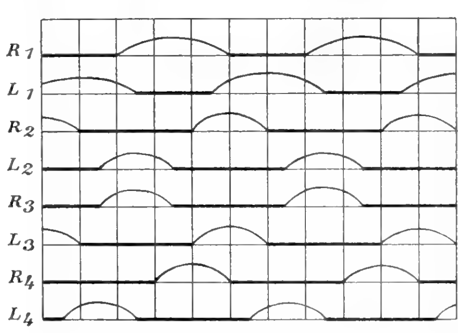


Fig. 56. Schema des Ganges der Spinnen.

Ueber den Sprung bei Spinnen sagt Dewitz (30): „Beim Sprunge sind außer den Beinen auch die Unterkiefertaster tätig, indem sie

gegen die Unterlage gedrückt werden, oft auch ganz unter den Cephalothorax geschoben, damit die Schleuderkraft eine desto größere sei.“ Beim Sprunge seitwärts oder rückwärts soll auch dem Hinterleib eine ähnliche Rolle zukommen, da er ebenfalls gegen den Boden gestemmt wird.

3. Crustaceen.

Die Crustaceen zeigen eine ebenso große Mannigfaltigkeit der Bewegungen wie der Formen. Zum großen Teile bewegen sie sich schwimmend, doch unterscheidet Ortmann (111) mit v. Martens drei Bewegungsarten: 1) die Bewegung der Gruppe Reptantia durch Laufen, Kriechen oder Krabbeln; 2) die Bewegung der Gruppe Natantia durch Schwimmen mit Ruderbewegung; 3) Schwimmen durch Schwanzschläge.

Beim Gehen benutzen die verschiedenen Arten eine verschiedene Anzahl ihrer Beinpaare. *Penaeus* (von Bermuda) bedient sich dabei nicht nur der Pereiopoden, sondern auch der Pleopoden. Dagegen brauchen Hummer und Flußkrebs nur 4 Beinpaare, *Palaemonetes* nach Loeb und Maxwell (85) sogar nur 3.

Bethe (6) bestätigt für die Bewegung des Flußkrebses die Angaben von List (84), der folgende Regeln aufstellt: „Die Reihenfolge der Gehfüße einer Seite bei dem Vorwärtsgang ist folgende: 1., 3., 2., 4. Gehfuß (die umgekehrte Reihenfolge findet beim Rückwärtsgange statt). Mit dem 1. Gehfuß der rechten Seite tritt gleichzeitig der 3. der linken Seite in Funktion, in gleicher Weise der 3. mit dem 1., der 2. mit dem 4. und der 4. mit dem 2. Gehfuß.“ Diese Regeln schließen, wie mir scheint, einander gegenseitig aus. Wenn, wie die zweite Regel verlangt, auf der linken Seite das 3. Bein gleichzeitig mit dem 1. Bein der rechten Seite fortschreitet, so kann die erste Regel, daß nämlich die Beine in der Reihenfolge 1, 3, 2, 4 bewegt werden, für die linke Seite nicht gelten. Hält man die erste Regel für die rechte Seite fest und wendet dann die zweite an, so ergibt sich für die linke Seite die Reihenfolge 3, 1, 4, 2.

Es dürfte also nur gemeint sein, daß das 1. Bein einer Seite gleichzeitig mit dem 3. der anderen, dann das 3. derselben Seite gleichzeitig mit dem 1. der anderen, dann erst das 2. Bein der ersten Seite gleichzeitig mit dem 4. der anderen, und endlich das 4. der ersten gleichzeitig mit dem 2. der anderen bewegt wird. Dies würde dem Schema zweier trabender Vierfüßer entsprechen, bei denen sich die diagonal entgegengesetzten Füße gleichzeitig bewegen, und deren Beinpaare man sich so zwischeneinander geordnet denken müßte, daß die Vorderbeine des hinteren zwischen Vorder- und Hinterbeinen des vorderen stehen.

Ortmann (111) begnügt sich mit der Angabe, daß von den 4 Beinpaaren die beiden vorderen ziehende, die hinteren schiebende Bewegungen ausführen, ohne sich auf die Reihenfolge im einzelnen einzulassen.

Die Bewegungen der einzelnen Beine erörtert List (84) auf das ausführlichste, indem er von jedem einzelnen Gelenk die Stellung der Achsen und die Ebenen der Bewegungsrichtung angibt.

Beim Rückwärtsgehen, das bekanntlich gerade bei den Krebsen eine wichtige Rolle spielt, fangen die hintersten Beine an, und die

Reihenfolge ist nach BETHE und LIST umgekehrt dieselbe wie beim Vorwärtsgehen.

Unter den verschiedenen Formen der Crustaceen sind vom mechanischen Standpunkt hervorzuheben die springenden Amphipoden, deren letzte 3 Beinpaare zu Springbeinen ausgebildet sind. Besonders bemerkenswert ist auch die Gangart der Krabben oder der Taschenkrebse, die nicht geradeaus, sondern stets seitwärts vorwärts gehen. Sie entwickeln dabei zum Teil eine ganz außerordentliche Geschwindigkeit, so daß ihr Anblick an den laufender Spinnen erinnert.

Besonders erwähnenswert ist ferner vom Standpunkt der tierischen Mechanik die eigentümliche Form der Umbildung, die gewisse Crustaceen aus der Ordnung der Copepoden erfahren, die als Schmarotzer an Fischen leben. Während sie im ersten Jugendstadium den lebhaft beweglichen Zwergkrebsformen der verwandten Familien ähneln, verlieren sie in den nachfolgenden Stadien die Gliederung, werfen die Ruderfüße ab und wachsen zu unverhältnismäßiger Größe und Plumpheit an. Das Auffälligste an dieser Umwandlung ist, daß zwar zwei große kräftige Maxillarfüße erhalten bleiben, daß diese aber an ihren Enden verschmelzen und in ein gemeinsames Klammerorgan übergehen. Die so gestaltete *Lernaea* verhält sich ungefähr wie ein Mensch, dem die Arme an den Handgelenken zusammengefesselt wären, sodaß er sich nur mit beiden Händen zusammen irgendwo anklammern kann.

4. Isopoden und Myriopoden.

Für die Bewegung der Tiere mit vielen Beinpaaren, wie Asseln und Tausendfüße, liegt es nahe, anzunehmen, daß sie der eines verlängerten vier- oder sechsbeinigen Tieres entspräche (146). Dies dürfte indessen nicht zutreffen, und überhaupt dürfte die Bewegung dieser verschiedenen Tierarten sich nicht auf ein gleichförmiges Schema zurückführen lassen. GAUBERT (50) glaubt, von den Insekten zu den Spinnen und von diesen wieder zu *Lithobius* durch einfache Uebertragung des Schemas fortschreiten zu können, und stützt diese Anschauungen durch Beobachtungen an Tieren mit experimentell verminderter Beinzahl. Seinen Angaben über die Spinnen widersprechen aber die Ergebnisse von DEMOOR (29), und betreffend *Lithobius* bemerkt er selbst, daß BAVOUX (3) für *Iulus* eine andere Bewegungsform beschreibe. Nach GAUBERT ist die Bewegungsform von *Lithobius* folgende: Die Bewegung beginnt mit dem vordersten Bein einer Seite, dem sogleich das 2. der anderen, das 3. der ersten, das 4. der anderen usw. folgen, inzwischen setzt sich das 1. der Gegenseite, und unmittelbar darauf das 2. der ersten, das 3. der Gegenseite usw. in Bewegung. Es bewegen sich also die Beine mit gerader Zahl und die mit ungerader annähernd gleichzeitig abwechselnd. Nach BAVOUX (3) bewegen sich dagegen die Beinpaare von *Iulus* gleichzeitig.

Dabei kann, ehe die Bewegung an der ganzen Reihe abgelaufen ist, schon eine neue Reihe von Bewegungen beginnen.

Die Scolopender machen übrigens bei ihren Bewegungen auch von der Schlängelung Gebrauch, besonders wo sich geeignete Widerstände bieten, an denen der gekrümmte Leib Halt gewinnt, sich fortzuschieben.

PLATEAU (116) hat auch die Muskelkraft bei *Lithobius* mit seiner Zugkraftprobe gemessen und aus dem Ergebnis, das im Vergleich

zu den Insekten einen mittleren Wert darbot, den Schluß gezogen, daß die Vermehrung der Beinpaare die Lokomotion nicht wesentlich günstiger gestalte.

Für die Bewegungslehre führt die Betrachtung der Landasseln zu der Betrachtung der Würmer über, da die Asseln mit einer sehr großen Zahl Beinpaare in ihrer Bewegungsform den Tausendfüßern zu vergleichen sind. Die Glomeriden unter den Myriopoden sind in der äußeren Körperform und mithin wohl auch in der Bewegungsweise den Isopoden fast vollkommen gleich.

H. Bewegung der Würmer.

Die Würmer haben als einziges Bewegungsmittel den Hautmuskelschlauch, der den ganzen Körper umhüllt und in allen Teilen allseitig beweglich macht.

Bei den höher organisierten Arten, insbesondere bei den Hirudineen unter den Anneliden ist die Fortbewegungsform ausgebildet, die oben an der Spannerraupe beschrieben worden ist. Die Egel sind mit je einer Saugscheibe am hinteren und vorderen Ende des Körpers ausgerüstet und bewegen sich, indem sie, mit dem hinteren Leibesende festhaftend, den ganzen Körper lang ausstrecken, sich dann mit dem Vorderende an einem Stützpunkt festheften, das Hinterende an das Vorderende heranziehen und es hier von neuem befestigen, um auf dieselbe Weise weiter vorzuschreiten. Da die Egel auch auf einem feinen Drahtnetz in derselben Weise kriechen, nimmt Dewitz (31) an, daß neben der Saugwirkung auch die Klebrigkeit eines Sekretes der Saugscheibe zur Anhaftung diene.

Im Gegensatz dazu herrscht bei den Regenwürmern die eigentliche Kriechbewegung vor, indem immer ein Abschnitt des Leibes verlängert und nach vorn geschoben wird, um sich dann zu verkürzen und den folgenden Teil nachzuziehen. Die Wirkung dieser wurmförmigen Bewegung wird verstärkt durch Borsten, die in vier Gruppen zu je zweien an jedem Segmente angeordnet sind. Die Bewegung eines Regenwurmes bei langsamem Kriechen, wobei er fast gleichförmige Länge bewahrt, hat viele Aehnlichkeit mit der einer geradlinig kriechenden Schlange.

Nach Cerfontaine (22) sollen die Borsten durch besondere Muskeln beim Vorwärtsgleiten angelegt, beim Rückwärtsziehen vorgestreckt werden. Friedländer (42) hat dies zwar nicht beobachten können, weist indessen darauf hin, daß man es mit der Hand fühlen kann, wie sich die Borsten beim Kriechen nach rückwärts einstemmen.

Friedländer gibt ferner an, daß der Regenwurm auch rückwärts kriechen könne. Hierbei müßten die Borsten natürlich die entgegengesetzte Bewegung machen wie beim Vorwärtskriechen, und dies würde sich am ehesten nach der Auffassung von Cerfontaine erklären.

Die Art wie die Plattwürmer, namentlich die Entozoen unter ihnen, sich durch Gewebe hindurcharbeiten, ist schwer mechanisch zu erklären. Jedenfalls finden dabei so mannigfaltige Bewegungen statt, daß sie in keinerlei Schema gebracht werden können. Dewitz (32) streift dies Problem, begnügt sich aber damit, eine thigmotaktische

Wirkung anzunehmen, wodurch die Mechanik des Vorganges nicht verständlicher wird.

I. Ortsbewegung der Echinodermen.

Bei den Echinodermen ist eine ganz eigene Art Bewegungsorgane in Gestalt der Ambulacralfüßchen ausgebildet, von denen schon im ersten Teil die Rede war. Die Füßchen sind schlangenförmig, tragen am Ende ein Saugnäpfchen und stehen innerhalb des Körpers je mit einer kleinen Blase oder entsprechenden Erweiterungen des Wasserkanalsystems in Verbindung. Von hier aus kann Wasser in die Füßchen gepreßt werden, so daß sie sich ausstrecken, und außerdem können sich die Füßchen durch Kontraktionen ihrer muskulösen Wandung nach allen Seiten krümmen. Das Ansaugen ist (117a) nur möglich, während die Füßchen ausgestreckt sind, weil beim eingezogenen Zustande die Randwülste des Saugnäpfchens zu schlaff sind. Die Saugnäpfchen entfalten nur unter Wasser ihre volle Haftkraft. Die eigentlichen Seesterne und Seeigel bewegen sich nur mittels der Ambulacralfüßchen, indem sie sie nach einer Richtung ausstrecken, mit Hilfe der Saugnäpfchen festsaugen und sie dann zusammenziehen, indem gleichzeitig die noch an anderer Stelle haftenden Füßchen loslassen. Man sollte dies für einen recht schwerfälligen Mechanismus halten, und tatsächlich bewegen sich auch die Echinodermen meist nur langsam. *Uraster* legt nach Preyer 5—8 cm in der Minute zurück, *Astrogaster* 2,5 cm in der Minute in der Luft, aber 30—60 cm unter Wasser. *Luidia* bewegt sich noch schneller. Trotzdem vermögen Seesterne, wie Dohrn (62) beschreibt, selbst große Krebse festzuhalten und aufzufressen, sobald sie sie nur einmal in den Bereich ihrer Saugfüße bekommen. Nach Romanes und Ewart (119a) findet bei *Astropecten* kein Anheften durch Saugscheiben statt, sondern ein eigentliches Gehen, indem sich der Körper auf die Spitzen der Ambulacralfüßchen hebt und durch plötzliches Einknicken aller stützenden Füßchen in der beabsichtigten Richtuug vorwärts fällt. Indem die Richtung des Einknickens geändert wird, kann in jedem Augenblick die Richtung der Gesamtbewegung geändert werden, ohne daß ein Frontwechsel des Tieres nötig ist. Preyer (117a) hat seine Aufmerksamkeit noch besonders den Bewegungen zugewendet, die zum Umwenden aus der Rückenlage dienen. Bei kleinen Exemplaren, namentlich der schnelleren Arten, dauert das Umwenden nur $^1/_2$—1 Minute, größere Arten bringen damit ganze Stunden zu. Die Umwendung geschieht, indem erst ein Arm umgewendet wird, und nachdem er in der normalen Stellung festgeheftet ist, durch Drehung dieses Armes der ganze Leib umgewälzt wird. Hierbei kommt in Betracht, daß die Arme in unglaublichem Maße beweglich und jeglicher Formänderung fähig sind. Preyer beschreibt, daß ein Seestern, dessen einzelne Arme an der Wurzel 9 mm im Durchschnitt maßen, in eine Röhre von 24 mm Weite kroch, und hebt hervor, daß in solchen Fällen das Wasser aus dem ganzen Ambulacralsystem ausgestoßen wird, wodurch der Leib kleiner und ganz weich wird.

Die Seeigel bedienen sich außer der Ambulacralfüße auch der Stacheln, die durch Muskeln bewegt werden, als Gangwerkzeuge.

Die Pedicellarien, fast mikroskopisch kleine Arme mit zangenähnlichem Greiforgan am Ende, die in großer Zahl zwischen den Stacheln stehen, dienen nicht der Bewegung, sondern sie bewegen sich ähnlich wie die Cilien von Flimmerepithel, um die Exkremente und andere Fremdkörper von dem Körper des Seeigels zu entfernen (138).

Ein sehr wesentlicher Unterschied besteht nach Oestergren (97) zwischen der Bewegungsweise der eigentlichen Seesterne, Asterideen, und der Ophiurideen, der Schlangensterne (110). Ihre Füßchen haben keine Saugplatte und sind deshalb als Tentakeln, als Tastorgane und als Respirationsorgane gedeutet worden. Oestergren hat sich aber überzeugt, daß die Füßchen auch ohne Saugscheiben eine ziemlich kräftige Haftwirkung entfalten, vermöge deren die Schlangensterne sich an Glasscheiben sehr gut umherbewegen können. Die Bewegung geht aber auf ganz andere und mechanisch viel vorteilhaftere Weise vor sich als bei den anderen Echinodermen. Während die Seesterne mit ihren Füßen so am Grunde haften, daß sie sich nur so weit verschieben können, wie die Länge ihrer Saugfüßchen es gestattet, strecken die Schlangensterne ihre langen beweglichen Arme in der Richtung der Bewegung aus, heften sie mit den Enden an der Unterlage an und beugen dann die Arme nach der entgegengesetzten Richtung, so daß sie den Körper vorwärtsschnellen (Fig. 57). Die Bewegung der Arme soll an die Armbewegungen eines Schwimmers erinnern, bei den langarmigen Arten, wie *Amphiura*, dagegen schlängelnd sein. Bei *Ophiocoma* bleiben die äußersten Armspitzen, die nur kleine Füßchen tragen, beim Anheften der Arme frei. Oestergren beschreibt ferner die Art, wie sich die Füßchen während der Bewegung in vollkommener Koordination zum Teil ausstrecken und ansaugen, während gleichzeitig andere loslassen und sich nach vorn strecken, um weiterhin wieder anzugreifen.

Dieser Bewegungsmechanismus, bei dem die Füßchen bloß zum Festhalten dienen, während die eigentliche Bewegung den Armen zufällt, fördert mindestens doppelt so schnell wie die Bewegungsweise der Asterideen. Mangold (89) fügt zu den Angaben Oestergrens, die er bestätigt, noch Bemerkungen über den Haftmechanismus hinzu. Er kommt zu dem Ergebnis, daß es sich um eine Saugwirkung handle, die aber auch ohne besondere Platte möglich sei, und daß kein Anhalt dafür ist, eine Befestigung mittels klebrigen Sekretes anzunehmen.

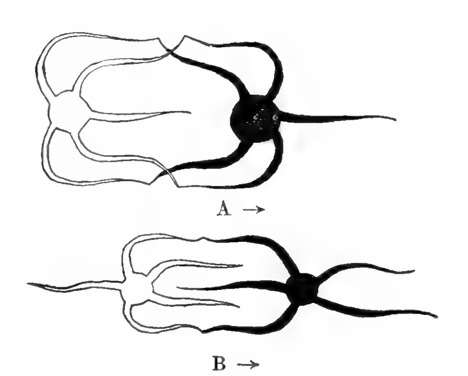


Fig. 57. Ortsbewegung der Schlangensterne nach Oestergren.

Aus der in Umrissen gezeichneten Stellung schnellt sich der Schlangenstern in die schwarz gezeichnete Stellung, entweder, A, mit einem Arm voran durch Bewegung der vier übrigen Arme, oder, B, mit zwei Armen voran durch Bewegung zweier Arme.

K. Bewegungsweise der Cölenteraten auf festem Boden.

Von den Cölenteraten sind die Spongiaria und Anthozoa seßhaft, die Medusen und Ctenophoren schwimmen frei. Von dem Süßwasserpolypen *Hydra* wird indessen angegeben, daß er auf dem Grunde nach Art einer Spannerraupe kröche, indem er mit den Tentakeln und der Haftscheibe abwechselnd vorrückt (Marshall, 98). Ueber den Mechanismus der Anheftung vgl. Jickeli (72).

L. Die Bewegung der Protozoen auf festem Boden oder am Grunde.

1. Infusorien.

Die Infusorien bewegen sich zwar meist im Wasser schwimmend, können aber auch auf festem Boden wälzende und kriechende Bewegungen machen, und führen solche Bewegungen auch auf dem Boden des Wassers, zum Teil mit besonders ausgebildeten Gangarten aus. Ueber den Bau der Bewegungsorgane im allgemeinen sind die schon im ersten Teil angeführten Schriften zu vergleichen. Die Bewegung besteht teils in Protoplasmabewegung, meist in Flimmerbewegung. Die Einteilung in Flagellaten und Ciliaten zeigt einen weiteren Unterschied in der Bewegungsweise an.

Besonders hervorzuheben sind von den Bewegungen, die sich auf dem Grunde vollziehen, die Tätigkeit der Schleppgeißel vieler Flagellaten, mit der sich nach Bütschli (18) das vorwärtsschwimmende Tier ab und zu plötzlich verankert und zurückzieht oder durch eine seitliche Bewegung seine Richtung ändert.

Bei *Gyromonas ambulans* Seligo sind 4 Geißeln vorhanden, die wie die Beine eines Vierfüßers angeordnet sind und auch in ähnlicher Weise benutzt werden. Die Bewegung ist dabei von der gewöhnlichen Form der Flimmerbewegung dadurch verschieden, daß es nicht die Krümmung, sondern vielmehr das Ausstrecken jedes Beinpaares ist, wodurch sich der Körper fortbewegt. Beim Schwimmen im freien Wasser machen dieselben Geißeln eine schraubenförmige Wellenbewegung (118, 143).

Ueber den Haftmechanismus der Stentoren gibt Gruber (54) an, daß die Sarkode am hinteren Leibesende frei liege, so daß sie sich wie bei den Amöben anheften kann. Es sollen dann auch Pseudopodien ausgestreckt werden können.

Unter den Ciliaten sind die Holotrichen und Heterotrichen durch die Flimmerhärchen, die die ganze Oberfläche bedecken, zur Bewegung auf festem Boden wie im Wasser befähigt. Außerdem kommt die Beweglichkeit des ganzen Körpers hinzu, die man unter dem Mikroskop erkennt, wenn ein solches Infusorium ein Hindernis zu vermeiden oder eine enge Oeffnung zu durchkriechen hat. Zur Kriechbewegung anscheinend vorbestimmt sind die Hypotrichen, da ihre Wimperorgane auf die Bauchfläche beschränkt sind. In vielen Fällen ist die Bewegung sprungartig, indem die zu Cirren vereinigten Flimmerhaare vereinzelte Schläge ausführen.

Von den Vorticellen ist im ersten Teil die Rede gewesen.

Eine besondere Stellung nehmen nach Pütter (118) die Suctorien ein, deren Tentakeln röhrenförmig und mit Flüssigkeit gefüllt sind. Ihre Beweglichkeit soll nach Bütschli (18) von Bewegungen der benachbarten Körperoberfläche ausgehen. Mit dieser Auffassung scheint mir aber unvereinbar, daß die Tentakeln, wie Pütter nach Zenker (148) angibt, auch selbständiger Krümmungen und sogar sehr lebhafter und kräftiger unregelmäßiger Tätigkeit fähig sind.

Ferner können sich die Tentakeln ganz und gar in die Leibesmasse zurückziehen (Plate, 115). Dagegen haben sie in einem Punkte wiederum Aehnlichkeit mit anderen Flimmerorganen, daß sie nämlich bei manchen Arten, wie *Ophryodendron*, beständig in Bewegung sind. Die Bewegung der Tentakel dient übrigens weniger der Ortsbewegung als vielmehr dem Erfassen der Nahrung.

2. Rhizopoden.

Zur Bewegungsweise der Amöben beim Kriechen auf einer Unterlage ist folgende mechanische Betrachtung anzustellen: Die gesamte festweiche Masse ist mit Bewegungsfähigkeit ausgestattet. Sie kann also von der Stelle, wo sie sich befindet, in sich selbst gegen irgendeinen Punkt der Körperoberfläche hin bewegt werden, so daß dieser Punkt anschwillt, während die entgegengesetzte Seite des Körpers einschrumpft. Hierdurch allein kann aber noch keine Ortsbewegung zustande kommen, denn nach dem Gesetz von der Unabänderlichkeit der Lage des Schwerpunktes eines freien Systems müßte der Punkt, nach dem sich die Leibesmasse hinzieht, in demselben Maße zurückweichen, so daß der Gesamtschwerpunkt des Amöbenkörpers an derselben Stelle bliebe. Es ist also für das Kriechen der Amöbe ganz ebenso wie für das Kriechen anderer Tiere Bedingung, daß ein Teil des Körpers durch äußere Kräfte, nämlich Reibung am Boden oder Festhalten an einer geeigneten Stelle der Umgebung, einen Widerhalt gewinnt, der die vorwärtstreibende Gegenkraft liefert.

So hebt denn auch Jensen (71) mit Recht hervor, daß das nach vorn fließende Protoplasma einer kriechenden Amöbe sich an der Unterlage anheftet, während am hinteren Rand das Protoplasma sich loslöst und abhebt. Diese Beschreibung kommt der Darstellung von Jennings (70) sehr nahe, der zufolge die Protoplasmamasse beim Kriechen in einer rollenden oder wälzenden Bewegung sein soll. Dies läßt sich nach Jennings dadurch feststellen, daß man die

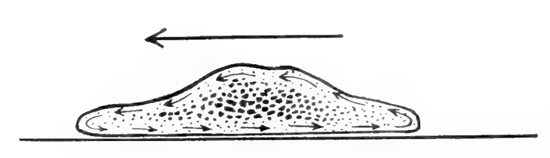


Fig. 58. Kriechen der Amöbe, nach Jennings. Indem das Protoplasma in der Richtung der kleinen Pfeile einen Kreislauf macht, schiebt sich die ganze Masse in der Richtung des großen Pfeiles vor.

Amöbe mit feinem Ruß bestäubt. Man kann dann sehen, wie ein an der Oberfläche haftendes Rußteilchen allmählich an den Rand des Amöbenkörpers vorgeschoben wird, um den Rand hinunterwandert und auf der Unterfläche des Tieres zurückverschoben wird, bis es

an dem im Sinne der Fortbewegung der Amöbe hinteren Rande wieder zum Vorschein kommt, um von neuem den Umgang zu machen. JENSEN nimmt für *Orbitholithes* eine Bewegungsgeschwindigkeit von 0,2 mm an.

F. E. SCHULTZE (126), BÜTSCHLI (71) u. a. stellen die Bewegungsform anders dar, indem sie einen Strom in der Mitte des Plasmakörpers in der Richtung der Bewegung beschreiben, der zwei seitliche Wirbel am vorderen Ende bildet und dadurch von hinten in sich selbst zurückkehrt. BÜTSCHLI (18) und LE DANTEC (78) heben ausdrücklich hervor, daß sich Protozoen auch außerhalb des Wassers auf festem Boden bewegen können, wenn auch nur mühselig.

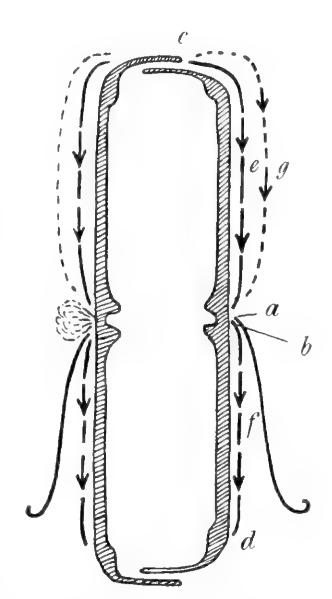


Fig. 59. Bewegung der Diatomeen nach OTTO MÜLLER. Aus dem Gehäuse treten am Vorderende *c* Protoplasmaströme aus, die sich an der Oberfläche *e*, *g* nach *a* hinziehen, ebenso treten bei *b* Ströme aus, die entweder am Hinterende *d* wieder aufgenommen werden oder sich frei nach außen verlieren, *f*.

BÜTSCHLI (17) bespricht als eine besondere Form der Fortbewegung auch die durch Sekretion, bei der der Organismus durch Ausstoßen von Schleimströmen nach hinten sich selbst nach vorn verschieben soll. BÜTSCHLI selbst weist aber darauf hin, daß diese Bewegungsform mit der von OTTO MÜLLER (106) bei Diatomeen beschriebenen Form der Protoplasmabewegung identisch sein dürfte (s. p. 4). Diese Bewegung besteht darin, daß eine Rotationsbewegung nicht nur im Innern der Zelle, sondern auch an der Außenwand des Zellgehäuses stattfindet, indem das Protoplasma am vorderen Pol austritt, auf der Wand nach hinten strömt und am hinteren Pol wieder durch Oeffnungen der Wand in die Zelle eintritt. Dadurch ist ein Kriechen auf festem Boden, ebenso wie eine Bewegung im Wasser möglich.

Während man bei den Amöben im allgemeinen den Bau des Körpers und die Form der Bewegung als allseitig vollkommen gleichwertig ansieht, glaubt F. E. SCHULTZE (126) für *Mastigamoeba* annehmen zu dürfen, daß sich eine längliche Form mit vorderem und hinterem Pol auszubilden beginnt, so daß auch die Bewegung eine bestimmte Richtung annimmt.

Eine besondere Form der Ortsbewegung durch Protoplasmabewegung zeigt nach HODGE und DELLINGER (66) die *Difflugia*, die aus einem birnförmigen Gehäuse mehrere lange Pseudopodien ausstreckt, sich mit der Spitze eines dieser Pseudopodien festheftet, sich an die Haftstelle heranzieht, einen zweiten Fortsatz weiter nach vorn in der Richtung der Bewegung anheftet usf. Indem jeder folgende Fortsatz über den schon angehefteten hinaus nach vorn geschwungen wird, nimmt die Bewegung geradezu die Form zweibeinigen Gehens an.

Literatur.

Spezielle Physiologie der Ortsbewegungen: Allgemeines und Bewegung auf festem Boden.

1. **d'Arsonval, Chauveau, Gariel, Marey,** *Traité de physique biologique, Paris 1901-*
2. **v. Ball,** *Jungle life in India, or the journeys and journals of an Indian geologist, London 1880, p. 454.*
3. **Bavoux,** *angeführt bei Gaubert (50) ohne Stellenangabe.*
4. **Bergmann** und **Leuckart,** *Vergleichende Anatomie und Physiologie, Stuttgart 1855.*
5. **Berndt,** *Ueber die Tätigkeit der Bohrmuscheln. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 74, p. 3.*
6. **Bethe,** *Vergleichende Untersuchungen über die Funktion des Zentralnervensystems der Arthropoden. Pflügers Arch., Bd. 68 (1897), p. 455.*
7. **Biedermann,** *Die Innervation der Schneckensohle. Pflügers Arch., Bd. 111, p. 251.*
8. **du Bois-Reymond, R.,** *Zur Physiologie des Springens. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., Suppl., 1905, p. 329.*
9. — *Ueber die Fixation des Kniegelenks beim Stehen. Verh. d. Physiol. Ges. zu Berlin, 25. Jahrg., 1900, p. 95, und Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1900.*
10. **Borelli,** *De motu animalium, Leyden 1710, p. 181.*
11. **Braune** und **Fischer,** *Ueber den Schwerpunkt des menschlichen Körpers usf. Abh. d. Math.-phys. Kl. d. K. Sächs. Ges. d. Wiss., Bd. 15 (1889), No. 7.*
12. — — *Die Bewegung des Kniegelenks usw. Ebenda, Bd. 17 (1891), No. 2.*
13. — — *Der Gang der Menschen. Ebenda, Bd. 21 (1895), No. 4.*
14. **Brehm,** *Tierleben.*
15. **Bronns** *Klassen und Ordnungen des Tierreichs.*
16. **Burmeister,** *Handbuch der Entomologie, Bd. 1 (1832), Kap. 4, p. 482 u. f.*
17. **Bütschli,** *Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma, Leipzig 1892, p. 205.*
18. — *Protozoen in Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreichs.*
19. — *Bemerkungen über Plasmaströmung bei der Zellteilung. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 10 (1900), p. 52.*
20. **Car,** *Mechanismus der Lokomotion bei den Pulmonaten. Biolog. Ctbl., Bd. 17 (1897), p. 426. (Mit umfassenden Literaturangaben.)*
21. **Carlet,** *Sur la locomotion des insectes et des arachnides. Compt. rend., T. 89 (1879), p. 1124.*
22. **Cerfontaine,** *Fonctions du système nerveux central des annélides. Bull. Ac. R. Belg., 4 (3), T. 23.*
23. **Claus,** *Lehrbuch der Zoologie, Marburg und Leipzig 1885.*
24. **Colin,** *Traité de biologie comparée etc., Paris 1871.*
25. **Dahl,** *Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Funktionen der Insektenbeine. Inaug.-Diss. Berlin, 1884.*
26. **Darwin,** *A naturalist's voyage round the world, London 1879.*
27. **Demeny,** *Etude des déplacements du centre de gravité dans le corps de l'homme pendant les actes de locomotion. Compt. rend. de l'Acad., T. 105 (1887).*
28. — *Variations de la durée du double appui des pieds dans la marche, la course et les autres allures. Ebenda, T. 100 (1885).*
29. **Demoor,** *Recherches sur la marche des insectes et des arachnides. Arch. de Biol., T. 10 (1890), p. 564 (s. dort Liter.).*
30. **Dewitz,** *Ueber die Fortbewegung der Tiere auf senkrechten glatten Flächen vermittels eines Sekretes. Pflügers Arch., Bd. 33, p. 440 (viele Angaben über Liter).*
31. — *Wie ist es der Stubenfliege und verschiedenen anderen Insekten möglich, an senkrechten Glasflächen emporzulaufen? Sitz.-ber. d. Ges. naturf. Fr. Berlin, 1882, H. p. 5.*
32. — *Was veranlaßt die Spermatozoen in das Ei zu dringen? Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1903, p. 100.*
33. **Dollo,** *Les allures des Iguanodons d'après les empreintes des pieds et de la queue. Bull. Sc. France Belg., T. 40 (1905).*
34. **Ellenberger,** *Vergleichende Physiologie der Haussäugetiere, Berlin 1892. Vgl. auch Ellenberger und Scheunert, Vergl. Physiol. der Haussäugetiere, Berlin 1910.*
35. **Emery,** *Die Fortbewegung von Tieren an senkrechten und überhängenden glatten Flächen. Biol. Ctrbl., Bd. 4 (1884), No. 14.*
36. **Etchaudy,** *in Le monde médical, No. 74, p. 11; zit. nach Richer in Traité de physique biologique von d'Arsonval (1).*

37. **Fayrer,** *The size of the tiger. Nature, Vol. 18, p. 219.*
38. **Fick, R.,** *Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke, Bd. 2, Jena 1910.*
39. **Fischer,** *Theoretische Grundlagen für eine Mechanik der lebenden Körper, Leipzig 1906.*
40. — *Spezielle Bewegungslehre in Tigerstedts Handbuch der physiolog. Methodik, Literaturverzeichnis, und: Physiol. Mechanik, in Enzyklopädie der math. Wiss., Leipzig 1904, Bd. 4, Lief. 8, Literaturverzeichnis.*
41. — *Der Gang des Menschen. II—VI. Abh. der Math.-phys. Kl. d. K. Sächs. Ges. d. Wiss., Bd. 25, No. 1; Bd. 26, No. 3 u. 7; Bd. 28, No. 5 u. 7.*
42. — *Journal de Conchyliologie, 1857, p. 36.*
43. — *Note sur la natation de Pecten maximus. Journ. de Conchyliogie, T. 17 (1869), p. 121, und Manuel de Conchyliologie, Paris 1885.*
44. **Fleischmann,** *Die Bewegung des Fußes der Lamellibranchiaten. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 42 (1885), p. 367.*
45. **Fountain,** *The great mountains and forests of South America, London 1902.*
46. **Frenzel,** *Zur Biologie von Dreissensia polymorpha. Pflügers Arch., Bd. 67, p. 163.*
47. **Friedländer,** *Ueber das Kriechen der Regenwürmer. Biol. Ctrbl. Bd. 8 (1883). — Beiträge zur Physiologie des Zentralnervensystems und des Bewegungsmechanismus der Regenwürmer. Pflügers Arch., Bd. 58, p. 178.*
48. **v. Fürth,** *Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere, Jena 1903.*
49. **Gadow,** *Bau der Vögel, in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 6, Lief. 4.*
50. **Gaubert,** *Locomotion des Myriapodes. Bull. Soc. Philomath., T. 3 (1891), p. 1.*
51. **Giraud Teulon, F.,** *Principes de mécanique animale en étude de la locomotion chez l'homme et les animaux vertébrés, Paris 1859.*
52. **Graber,** *Ueber den propulsatorischen Apparat der Insekten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 9 (1873).*
53. — *Die Insekten, München 1877.*
54. **Gruber,** *Haftorgane der Stentoren. Zool. Anz., Bd. 1 (1878), p. 390.*
55. **Günther,** *An introduction to the study of fishes, Edinburg 1880.*
56. **Günzel,** *Ueber die Ortsbewegungen der Tiere, Berlin 1876.*
57. **Haller,** *Ueber Chitinorgane an den Haftplatten von Dytiscus. Arch. f. Naturgesch., Bd. 44 (1878), p. 91.*
58. **Hancock,** *Ueber das Bohren der Mollusken in Felsen usw. Ann. and Mag. of Nat. Hist., Vol. 11 (1848), p. 225, zit. nach Arch. f. Naturgesch., Bd. 15.*
59. **Harte,** *Proc. Dublin N. Hist. Soc., Vol. 3, p. 182.*
60. **Haughton,** *Principles of animal mechanics, 2. Ed., London 1873.*
61. **Haycraft,** *Animal mechanics, in Schäfer's Textbook of Physiology, Edinb. and Lond. 1900, Vol. 2, p. 228.*
62. — *Upon the production of rapid voluntary movement. Journ. of Physiol., Vol. 23 (1898), p. 1.*
63. **Heck, Matschie, v. Martens, Dürigen, Staby, Krieghoff,** *Das Tierreich, Neudamm 1894.*
64. **Henke,** *Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke, Leipzig 1863.*
65. **Hering,** *Ueber die Wirkung zweigelenkiger Muskeln auf die Gelenke und über die pseudoontogenetische Synergie. Pflügers Arch., Bd. 65 (1897), p. 636.*
66. **Hodge** and **Dellinger,** *Movement of Amoebae. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 15, p. XVI.*
67. **Holbrook,** *North American Herpetology, 1863.*
68. **Holmes,** *The reaction of Ranatra to light. Journ. of comp. Neurol. and Psychol., Vol. 15 (1905), p. 310.*
69. **Hutchinson,** *Locomotion of snakes. Nature, Vol. 20, p. 518.*
70. **Jennings,** *Contribution to the study of the behavior of lower organisms, Washington 1904.*
71. **Jensen,** *Protoplasmabewegung, in Ergebnisse der Physiologie, Bd. 1, 2 (1902).*
72. **Jickeli,** *Beobachtungen an Hydra. Morph. Jahrb., Bd. 8 (1882), p. 307.*
73. **Klapp,** *Die Mobilisierung der skoliotischen Wirbelsäule mittels einer aktiven Methode. Münch. med. Wochenschr., Bd. 52 (1905), No. 48, p. 2311.*
74. **Kohlrausch,** *Physik des Turnens, Hof 1887, p. 45.*
75. **Künkel,** *Zur Lokomotion unserer Nacktschnecken. Zool. Anz., Bd. 26 (1903).*
76. **Lamy,** *Rôle des muscles spinaux dans la marche normale chez l'homme. Nouv. Iconographie de la Salpêtrière, T. 18, No. 1, p. 49.*

77. **Langer**, *Ueber den Gelenkbau bei Arthrozoen. Wiener Sitz.-ber., 1859.*
78. **Le Dantec**, *Sur l'adhérence des amibes aux corps solides. Compt. rend. de l'Acad., T. 95, p. 210.*
79. **Le Hello**, *De l'action des organes locomoteurs agissant pour produire les mouvements des animaux. Journ. de l'Anat., T. 33 (1897), p. 356.*
80. **Leisewitz**, *Ueber chitinöse Fortbewegungsapparate einiger Insektenlarven, München 1906.*
81. **Leydig**, *Die in Deutschland lebenden Saurier, 1872, nach Bronn, Bd. 6, Lief. 3, p. 1373.*
82. — *Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 12 (1876), p. 99.*
83. **Lichtenstein**, *Einige Bemerkungen an lebenden Cephalopoden. Arch. f. Naturgesch., Bd. 2 (1836), p. 120.*
84. **List**, *Ueber den Mechanismus der Ortsbewegung bei Krebsen. Morph. Jahrb., Bd. 22 (1895).*
85. **Loeb** *und* **Maxwell**, *Zur Theorie des Galvanotropismus. Pflügers Arch., Bd. 63 (1896), p. 124.*
86. **Lombard**, *Die räumliche und zeitliche Aufeinanderfolge reflektorisch kontrahierter Muskeln. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1885, p. 408.*
87. — *The tendon action and leverage of two joint muscles of the hindleg of the frog with special reference to the spring movement. Contrib. to med. Research (Festschrift f. V. C. Vaughan, Univ. Michigan), 1893.*
88. **Lübsen**, *Einleitung in die Mechanik, Leipzig 1876.*
89. **Mangold**, *Ueber das Leuchten und Klettern der Schlangensterne. Biol. Ctbl., Bd. 28, No. 5, p. 169. — Ueber die Armbewegungen der Schlangensterne usw. Pflügers Arch., Bd. 126 (1909), p. 371.*
90. **Marey**, *Analyse cinématique de la marche. Compt. rend. de l'Acad., T. 98 (1884).*
91. — *Analyse cinématique de la course de l'homme. Ebenda, T. 103 (1888).*
92. — *et* **Demeny**, *Mécanisme du saut. Ebenda, T. 101 (1885).*
93. — *et* **Pagès**, *Mouvement du membre pelvien chez l'homme, l'éléphant et le cheval. Ebenda, T. 103 (1886); T. 105 (1887).*
94. — *Locomotion, in d'Arsonval; Traité de Physique biologique, Paris 1901.*
95. — *Rapport in Travaux de la Commission d'Hygiène et de Physiologie. Expos. univ. internat. de 1900 à Paris, Section 13, 1901.*
96. — *Etudes chronophotographiques des différents genres de locomotion chez les animaux. Compt. rend. de l'Acad., T. 117 (1893), p. 355.*
97. — *Des mouvements que certains animaux exécutent pour retomber sur leurs pieds lorsqu'ils sont précipités d'un lieu élevé. Ebenda, T. 119 (1894), p. 714. — Vgl. auch die nachfolgende Notiz hierzu, ebenda.*
98. **Marshall**, *Ueber einige Lebenserscheinungen der Süßwasserpolypen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 37 (1882), p. 664.*
99. — *Bau der Vögel, Leipzig 1895.*
100. **Maxim**, *Experiments on the resistence of air. Century illustr. monthley Mag., Vol. 42 (1891), No. 6, p. 830.*
101. **Miall**, *Anatomy of the Indian elephant. Journ. of Anat., Vol. 12, p. 261.*
102. **v. Meyer, H.**, *Statik und Mechanik des menschlichen Knochengerüstes, Leipzig 1873.*
103. **Milne-Edwards**, *Leçons de physiologie comparée.*
104. **Mohnicke**, *Ueber die Fähigkeit einiger Säugetiere, an glatten senkrechten Wänden emporzusteigen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 32 (1879), p. 388.*
105. **Müller, Joh.**, *Handbuch der Physiologie, Coblenz 1855.*
106. **Müller, Otto**, *Die Ortsbewegung der Bacillariaceen betreffend. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 11, p. 571.*
107. **Muybridge**, *Animal locomotion.*
108. **Naumann**, *Bewegungsvermögen der Tiere.*
109. **Olshausen**, *Geschwindigkeiten in der organischen und anorganischen Welt, Hamburg 1903.*
110. **Oestergren**, *Ueber die Funktion der Füßchen bei den Schlangensternen. Biol. Ctbl., Bd. 24, p. 559.*
111. **Ortmann**, *Crustaceen in Bronns Klassen und Ordnungen.*
112. **Owen**, *Anatomy of Vertebrates, London 1866.*
113. **Pettigrew**, *Animal locomotion, London 1873.*
114. **Pietowski**, *Beobachtungen über den Dachs. Arch. f. Naturgesch., Bd. 3 (1837), p. 160.*

115. **Plate,** *Studien über Protozoen. Zool. Jahrb., Bd. 3 (1889), p. 135.*
116. **Plateau,** *Sur la force musculaire des Insectes. Bull. de l'Acad. R. Belg., T. 20 (1866), p. 732.*
117. **Polansky** und **Schindelka,** *Bewegungslehre, in Ellenbergers Handbuch der vergleichenden Physiologie, Berlin 1892.*
117a) **Preyer, W.,** *Ueber die Bewegung der Seesterne. Mitth. d. Zool. Stat., Neapel, Bd. 7, p. 27 und 191, 1886 und 87.*
118. **Pütter,** *Flimmerbewegung, in Asher und Spiros Ergebnissen der Physiologie, Bd. 1, 1903.*
119. **Pye,** *Journal of Conchyl., Vol. 1, No. 40.*
119a) **Romanes** und **Ewart,** *Observations on the locomotor system of Echinodermata. Philos. Transact. Royal Soc. London III. p. 832, 836, 848, 854, 871, 1881.*
120. **Sanderson,** *Thirteen years amony the wild beasts of India, London 1878.*
121. **Saville Kent,** *Bipedal locomotion in Lizards. Proc. internat. Congr. Zool., 1898, p. 168. — The living animals of the world, Kapitel über Reptilien.*
122. **Scammon,** *Marine Mammals, St. Francisco 1874, p. 117.*
123. **Schaffer,** *Ueber die Sperrvorrichtungen an den Zehen der Vögel. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 73 (1903), p. 377.*
124. **Schuberg,** *Die Fähigkeit einheimischer Tritonen, sich an glatten Flächen festzuhalten und zu bewegen. Biol. Ctbl., Bd. 12 (1892), p. 718.*
125. **Schulz** und **Hammar,** *The new Africa, London 1897.*
126. **Schulze,** *Rhizopodenstudien. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 11 (1875), p. 736.*
127. **Simroth,** *Ueber die Bewegung und die Bewegungsorgane von Cyclostoma elegans und die einheimischen Schnecken überhaupt. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 36, p. 37.*
128. — *Die Tätigkeit der willkürlichen Muskulatur unserer Landschnecken. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 30 (1878), Suppl., p. 284; Bd. 32, p. 284.*
129. **Simmermacher,** *Untersuchungen über Haftapparate am Tarsalgliede von Insekten. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 40 (1884), p. 481.*
130. **Sleemann,** *A journey through the Kingdom of Oude in 1849—1850 etc., London 1858.*
131. **Sokolowsky,** *Biologische Untersuchungen über die Walrosse des Hagenbeckschen Tierparkes in Stellingen. Sitz.-ber. d. Ges. Naturf. Freunde, Bd. 10 (1907), p. 326.*
132. **Stewart,** *Variations in daily activity etc. Amer. Journ. of Physiol., Vol. 1 (1899), p. 40.*
133. **Strasser,** *Ueber die Grundbedingungen der aktiven Lokomotion. Abhandl. Naturf. Ges. zu Halle, Bd. 15 (1880).*
134. — *Zur Lehre von der Ortsbewegung der Fische, Stuttgart 1882.*
135. **Tegetmeier,** *Exhibition of and remarks upon specimens of the feet of Australian rabbits. Proc. of the Zool. Soc. of London, 1888, p. 359.*
136. **Thilo,** *Sperrvorrichtungen im Tierreich. Biol. Ctbl., Bd. 19 (1899). — On the stop- or click-mechanism in the animal kingdom. Journ. of Anat., Vol. 35 (1901), p. 205.*
137. **Tullberg,** *Ueber den Byssus des Mytilus edulis. Nova Acta Soc. Ups. Vol. jub., 1877.*
138. **Uexküll,** *Die Physiologie der Pedicellarien. Ztschr. f. Biol., Bd. 37 (1898), p. 337.*
139. — *Die Libellen. Ztschr. f. Biol., Bd. 32, p. 168.*
140. **Wagner,** *Ueber die Muskulatur des Orang Utang. Arch. f. Naturgesch., Bd. 8 (1842), p. 48.*
141. **Walton,** *The camel, its anatomy, proportions and paces, London 1865.*
142. **Weber,** *Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge, Göttingen 1836.*
143. **Weiss,** *Protoplasmabewegung und Flimmerbewegung, in Nagels Handbuch.*
144. **Werner,** *Gibt es phylogenetisch bedeutungsvolle Bewegungen? Biol. Ctbl., Bd. 29 (1909), p. 318.*
145. **White,** *Natural history of Selborne, London 1903, p. 79.*
146. **Wilkins,** *The beetle in motion. Nature, Vol. 35 (1887), p. 414.*
147. **v. Wittich,** *Ueber den Mechanismus der Haftzehen von Hyla arborea. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1854.*
148. **Zenker,** *Beiträge zur Naturgeschichte der Infusorien. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 2 (1866), p. 332.*
149. **Zietschmann,** *Bewegungslehre, in Ellenberger und Scheunerts Handbuch der vergleichenden Physiologie, 1910.*
150. **Zschokke,** *Weitere Untersuchungen über das Verhalten der Knochen zur Statik und Mechanik des Vertebratenskelettes, Zürich 1892.*

Zweiter Teil.

Bewegung im Wasser.

I. Allgemeine Bedingungen für die Bewegung im Wasser.

Bei der Betrachtung der tierischen Bewegung in und auf dem Wasser ist zwischen solchen Tieren zu unterscheiden, die sich nur zeitweilig in oder auf dem Wasser aufhalten und solchen, die dauernd im Wasser leben. Für die mechanische Betrachtung kommt dieser Unterschied allerdings nur mittelbar in Betracht, nämlich insofern nur bei den ausschließlich im Wasser lebenden Tieren die Organisation der Bewegungsorgane ausschließlich dem Zwecke der Bewegung im Wasser angepaßt sein dürfte.

Vom eigentlichen Schwimmen ist eine Art der Bewegung auf der Wasseroberfläche zu trennen, die nur ganz kleinen Tieren, nämlich den Taumelkäfern (*Gyrini*) und Müllermücken (*Hydrometra*) möglich und eigen ist. Diese Bewegungsweise ist nicht ein eigentliches Schwimmen, sondern ein Laufen auf dem Wasser, bei dem zu den physikalischen Bedingungen, die für das Schwimmen maßgebend sind, noch die besonderen Verhältnisse der Oberflächenschicht mitwirken. Diese Bewegung ist daher für sich bei der Betrachtung der Ortsbewegung der betreffenden Insekten besprochen worden (s. oben p. 124).

A. Physikalische Bedingungen.

1. Statik.

Es dürfte sich empfehlen, der Betrachtung der Schwimmbewegungen eine kurze Erörterung über den Begriff des Schwimmens im allgemeinen, und über die physikalischen Bedingungen vorauszuschicken, unter denen die Bewegung des Schwimmens stattfindet.

Die deutsche Sprache bezeichnet mit dem Worte Schwimmen eine ganze Reihe verschiedener Fälle, für die in anderen Sprachen verschiedene Wörter vorhanden sind. So sagt man: ein Stück Holz schwimmt im Wasser, ein Mensch schwimmt über einen See, ein Fisch schwimmt im Wasser, ja sogar ein kreisender Adler schwimmt in der Luft. Der Franzose hat für drei dieser Fälle drei verschiedene Ausdrücke: flotter, nager, planer, ebenso der Engländer: to float, to swim, to soar. Außerdem bezeichnet man in allen diesen Sprachen auch das Schwimmen der Fische unter Wasser einfach als „Schwimmen“. Diese vier Fälle sind in der Betrachtung des Schwimmens streng auseinanderzuhalten. Alle vier Arten des Schwimmens kommen beim Schwimmen der verschiedenen Tiere in Betracht.

Gemeinsam ist ihnen, daß der schwimmende Körper sich an der Oberfläche des Wassers oder in bestimmter Tiefe hält, sie unterscheiden sich aber sehr wesentlich durch die Ursachen, vermöge derer es geschieht.

Ein Körper kann, wie das Stück Holz, im Wasser schwimmen oder „treiben", wenn er weniger wiegt, als das durch ihn verdrängte Wasser, mit anderen Worten, wenn sein spezifisches Gewicht geringer ist als das des Wassers.

Die Lage, die der Körper dann im Wasser einnimmt, wird bestimmt durch die Lage des Schwerpunktes des schwimmenden Körpers zu der des Schwerpunktes der verdrängten Flüssigkeit. Das Gleichgewicht des schwimmenden Körpers ist stabil, sobald sein Schwerpunkt die tiefste unter den betreffenden Bedingungen mögliche Lage, bezogen auf den Schwerpunkt der verdrängten Wassermasse, innehat. In allen anderen Stellungen herrscht höchstens labiles Gleichgewicht.

Zweitens kann ein Körper, wie der eines „wassertretenden" Menschen, auch wenn er schwerer ist als die verdrängte Wassermasse, dadurch auf der Oberfläche gehalten werden, daß er aktive Ruderschläge nach unten ausführt.

Drittens kann die Ruderarbeit die Form annehmen, daß sich der Körper in wagerechter Richtung fortarbeitet und dabei Widerstände findet, die ihn aufwärts treiben, wie ein Papierdrache durch den Winddruck emporgetrieben wird. Dieser Fall ist eine Abart des zweiten, die eine sehr große Bedeutung für das Schwimmen der Tiere hat. Er findet umgekehrte Anwendung in solchen Fällen, in denen ein Tierkörper, der spezifisch leichter ist als Wasser, zum Tauchen und zu längerem Aufenthalt unter Wasser gebracht werden soll, insbesondere bei den Tauchervögeln und den Wasserkäfern.

Der vierte Fall endlich ist eine Abart des ersten. Wenn das spezifische Gewicht eines Körpers gleich dem des umgebenden Wassers ist, wird er, ins Wasser geworfen, weder sinken noch steigen, sondern sich in jeder Höhe im Gleichgewicht mit dem Wasser befinden. Ein solcher Körper „schwimmt" nur, insofern er nicht an den Grund des Wassers sinkt. Dieser Fall ist der, der dem Schwimmen der Fische im Wasser entspricht. Das spezifische Gewicht der meisten Fische ist durch die Schwimmblase reguliert, so daß es tatsächlich innerhalb gewisser Grenzen als dem des Wassers gleich betrachtet werden darf. Im übrigen ist die Bedingung, daß das spezifische Gewicht eines Körpers dem des umgebenden Wassers gleich sein soll, immer nur für eine gegebene Lage streng erfüllbar, weil die Dichte des Wassers und noch mehr die Dichte der etwa im Körper eingeschlossenen Luft oder Gasmengen in verschiedener Tiefe nicht gleich ist.

In diesem Zusammenhange mag noch erwähnt werden, daß das spezifische Gewicht des Wassers sich durch die Ausdehnung bei steigender Temperatur verringert, und daß das Meerwasser je nach seinem Salzgehalt ein beträchtlich höheres spezifisches Gewicht erreicht als Süßwasser. Hierüber geben folgende Zahlen eine Uebersicht:

Dichte des Wassers	
bei 0°	0,99988
„ 4°	1,00000
„ 8°	0,99988
„ 10°	0,99974
„ 20°	0,99827
„ 30°	0,99577

Spezifisches Gewicht des Meerwassers
1,027—1,029

Die Ausdehnung des Meerwassers mit der Temperatur weicht von der des Süßwassers sehr wesentlich ab.

Daß das Schwimmen an der Oberfläche auf tieferem Gewässer leichter sei, ist ein weitverbreitetes Vorurteil, das jeder tatsächlichen Grundlage entbehrt.

Die vorstehenden Betrachtungen über das Schwimmen vermöge niedrigen spezifischen Gewichtes fallen vorwiegend ins Gebiet der Hydrostatik. Demgegenüber stellt sich die Lehre von den Schwimmbewegungen als eine hydrodynamische Betrachtung dar.

2. Dynamik.

Für das Verständnis der Dynamik des Schwimmens ist es nötig, einige allgemeine Tatsachen über Größe und Form des Widerstandes zu kennen, der sich der Bewegung von Körpern im Wasser entgegenstellt.

Zunächst ist der irrigen Vorstellung entgegenzutreten, daß der Widerstand des Wassers gegen Bewegung eingetauchter Körper mit der Adhäsion des Wassers an festen Oberflächen zusammenhänge. Wäre das der Fall, so würde für die Größe der entstehenden Widerstände die Größe der gesamten eingetauchten Oberfläche maßgebend sein. Das ist nicht der Fall. Die Widerstände des Wassers beruhen vielmehr auf dem Beharrungsvermögen der Wassermassen, die durch die Bewegung aus ihrer Lage gebracht werden, und der inneren Reibung, die die ausweichende Bewegung der Wassermassen hemmt. Mithin ist für die Größe des Widerstandes, den ein Körper bei der Bewegung im Wasser findet, nicht seine ganze Oberfläche, sondern hauptsächlich die Fläche, mit der er gegen das Wasser drückt, seine Stirnfläche, maßgebend.

Man hat daher bei der Betrachtung der Wasserwiderstände von dem Fall als dem einfachsten auszugehen, daß eine ebene Fläche sich senkrecht zu ihrer Ausdehnung im Wasser bewegt. Für diesen Fall wird die Größe des Widerstandes angegeben durch die Formel:

$$W = \frac{k \cdot f \cdot p \cdot c^2}{2\,g}$$

wo W den Widerstand, k einen Erfahrungskoëffizienten, f die Größe der Fläche in Quadratmetern, p das Gewicht des Wassers pro Kubikmeter in Kilogramm, c die Geschwindigkeit der Bewegung in Meter und g die Beschleunigung durch die Schwere in Meter bedeutet. Der Wert von k ist verschieden, je nachdem es sich um eine dünne Fläche oder um die Wand eines Körpers handelt. Für eine einfache Fläche ist $k = 1{,}86$ anzunehmen, für einen Körper, der zweimal so dick ist, als die Fläche Breite hat, ist $k = 1{,}34$, bei einem noch beträchtlich verlängerten Körper ist der Widerstand wieder etwas größer und $k = 1{,}39$ zu setzen (58).

Diese Angaben zeigen, daß schon der Widerstand gegen die Bewegung einer ebenen Fläche im Wasser unter verschiedenen Bedingungen sehr verschieden sein kann. Vollends wenn es sich um gekrümmte Flächen handelt, ist die Größe des Widerstandes überhaupt nicht mehr nach einfachen Formeln zu berechnen. In der Technik wird deshalb auch der Widerstand von Schiffskörpern nicht durch Rechnung, sondern durch Versuche an Modellen bestimmt. Im allgemeinen läßt sich indessen eine grobe Schätzung des Widerstandes einfach nach der Größe des bewegten Flächenquerschnittes anwenden, für die dann obige Formel gilt.

Der wesentlichste Punkt, der für die Dynamik des Schwimmens ausschlaggebend ist, ist der, *daß die Geschwindigkeit* c in der Formel für die Größe des Widerstandes in der zweiten Potenz erscheint, d. h. daß mit zunehmender Geschwindigkeit der Bewegung der Widerstand des Wassers im Verhältnis der Quadrate der Geschwindigkeiten zunimmt.

Findet also eine Ruderfläche bei ganz langsamer Bewegung durch das Wasser einen gewissen Widerstand, so findet sie bei doppelt so schneller Bewegung nicht nur zweimal, sondern viermal so großen Widerstand. Um also am Wasser einen hinreichenden Widerstand zu wirksamen Abstößen zu erlangen, *müssen die Schwimmbewegungen schnell, in Form kräftiger Stöße ausgeführt werden.*

B. Physiologische Bedingungen.

Diesen physikalischen Betrachtungen über das Schwimmen sind nun noch einige allgemeine physiologische Bemerkungen über das Schwimmen anzureihen (13).

Das Schwimmen ist stets mit Aufenthalt auf oder im Wasser verbunden. Das Wasser übt auf den eingetauchten tierischen Körper Wirkungen verschiedener Art aus, die für die Leistung im Schwimmen in Betracht kommen können.

Diese Einflüsse sind chemische, thermische und mechanische.

1) Chemische Wirkung des Wassers. Unter die chemischen Einwirkungen des Wasser kann gerechnet werden, daß es nicht wie Luft geatmet werden kann, und daß daher dauernder Aufenthalt unter Wasser nur den mit dazu geeigneten Atemorganen versehenen Tieren möglich ist. Ferner käme die benetzende, quellende und lösende Wirkung des Wassers, sowie auch in besonderen Fällen die chemische und osmotische Wirkung von Beimengungen, wie z. B. der Salze des Meerwassers, in Betracht. Diese Wirkungen liegen indessen auf Gebieten, die mit der Mechanik des Schwimmens wenig Berührungspunkte haben.

2) Thermischer Einfluß des Wassers. Viel wesentlicher ist schon die thermische Wirkung des Wassers, die darauf beruht, daß das Wasser dem Körper viel größere Wärmemengen entzieht als die Luft. Ein Warmblüterkörper, der sich in Wasser befindet, gibt unter sonst gleichen Bedingungen viel mehr Wärme ab als in der Luft. Dies kommt daher, daß erstens mehr Wärme erforderlich ist, um in der gleichen Menge Wasser eine gegebene Temperaturerhöhung hervorzurufen, als in einer gegebenen Menge Luft, und daß zweitens die Wärmeleitung des Wassers besser ist, also dem Uebergang der Wärme vom Körper in das Wasser weniger Widerstand entgegensteht.

Diese Verhältnisse dürften bei der Anpassung der Flossenfüßer und Seesäugetiere an den Aufenthalt im Meere, insbesondere in höheren Breiten, eine wesentliche Rolle spielen.

3) Mechanische Wirkung des Wassers. Endlich die mechanische Wirkung des Wassers besteht in dem hydrostatischen Druck, den es ausübt, und der auf die Atembewegungen der Säugetiere und auf die Schwimmblasen der Fische, daneben aber auch auf den Kreislauf einen sehr merklichen Einfluß zu üben vermag.

L. Hill (42) hat gezeigt, daß es für den Blutumlauf bei Tier und Mensch keineswegs gleichgültig ist, ob der Körper sich in Luft befindet, in der das Blut dem Einfluß der Schwere folgt und sich in den unteren Abschnitten des Gefäßsystems zu stauen sucht, oder ob der Körper vom Wasser umgeben ist, dessen Schwere der des Blutes nahezu gleichkommt, so daß das Blut für diesen Fall als nahezu gewichtlos betrachtet werden darf. Dazu kommt für die schwimmenden Säugetiere der Umstand, daß der Wasserdruck nur außen, aber nicht innerhalb der Brusthöhle wirkt.

Für die Wirkung des Wasserdruckes auf die Atmung gilt die einfache Betrachtung, daß, wenn der Körper untergetaucht ist, für jeden Liter Luft, der in die Lungen eingesogen werden soll, ein Liter Wasser von der Stelle, wo die Erweiterung des Brustraumes stattfindet, bis an die Oberfläche des Wassers verdrängt werden muß.

Liegen beispielsweise die Lungen 20 cm unter Wasser, und sollen mit einem Atemzuge 2 l Luft in die Lungen aufgenommen werden, so gehört dazu außer der gewöhnlichen Atemarbeit noch eine Wasserverdrängungsarbeit von 2 · 02 = 0,4 Meterkilogramm.

Taucht ein luftatmendes Tier tief unter Wasser, so lastet ein immer stärkerer äußerer Wasserdruck auf ihm und drückt alle kompressiblen Teile des Körpers zusammen. Die meisten Teile des Körpers sind, da sie im wesentlichen aus Wasser bestehen, praktisch inkompressibel, dagegen sind alle lufthaltigen Teile, also Lungenraum, Schwimmblase, Luftsäcke, Lufträume in Schädel- und Knochenhöhlen, Paukenhöhle und Darmhöhle der Zusammendrückung ausgesetzt. Auf diese Teile hat der Wasserdruck die Wirkung, daß sie entweder tatsächlich zusammengedrückt werden, oder daß die Wände einen dem Wasserdrucke gleichen Widerstand nach außen leisten müssen. Die Größe der Zusammendrückung richtet sich nach dem Mariotteschen Gesetz, das besagt, daß das Volum von Gasen dem Druck umgekehrt proportional ist. Wenn also eine lufterfüllte Blase an der Wasseroberfläche, also unter einfachem Atmosphärendruck, das Volum 1 hat, hat sie 10 m unter Wasser, bei 1 Atmosphäre Ueberdruck, schon nur die Hälfte dieses Volums, bei 20 m Wassertiefe nur ein Viertel usw. Wenn Seesäugetiere und Fische noch viel beträchtlichere Tiefen, 100 m und mehr, aufsuchen, müssen die dort herrschenden hohen Drucke das anatomische und physiologische Verhalten wesentlich beeinflussen.

II. Bewegung der einzelnen Tierarten im Wasser.

A. Schwimmen des Menschen.

1. Statik.

Beim Schwimmen des Menschen spielen alle die eben betrachteten physikalischen Verhältnisse eine Rolle. Das spezifische Gewicht aller Gewebe des Körpers, mit Ausnahme des Fettgewebes, ist etwas höher als das des Wassers. Durch die im Körper enthaltenen Lufträume kann aber das spezifische Gewicht des Gesamtkörpers beträchtlich niedriger sein als das des Wassers.

Bei mittlerer Füllung der Lungen wird von Mies (65) nach Bestimmungen an 59 Männern das spezifische Gewicht zu 1027 bis 1059 angegeben. Das mittlere spezifische Gewicht würde also zu etwa 1035 anzunehmen sein.

Für den Körper des Menschen und der meisten Wirbeltiere gilt, daß der Schwerpunkt für gewöhnlich näher an der Rückenfläche als an der Bauchfläche liegt, weil die Lungen und die gashaltigen Baucheingeweide näher an der Bauchfläche liegen. Deshalb kehrt ein schwimmender Körper, wenn er sich selbst überlassen ist, in der Regel die Bauchfläche nach oben.

Wenn ein menschlicher Körper untersinkt, so bleibt das Kopfende oben, weil es die lufthaltigen Lungen und Schädelhöhlen enthält. Wenn der Körper bis auf den Grund sinkt, so berühren daher die Füße zuerst den Grund, und der Oberkörper bleibt dann in schräger Lage über dem Grunde schwebend (98). Dabei sind zwei Gleichgewichtslagen möglich, die eine mit auf dem Grunde ruhenden

Zehen und Knieen, den Bauch nach unten, den Kopf vornüber herabhängend, die andere mit auf dem Grunde ruhenden Hacken, den Rücken nach unten gewendet, den Kopf hintenüberhängend. Es hängt von den vorhergehenden Bewegungen des Körpers ab, welche von beiden Stellungen er schließlich einnimmt.

Es ist ein verbreiteter Glaube, daß männliche und weibliche Leichen sich dadurch unterscheiden, daß beim Treiben auf dem Wasser die männlichen Leichen auf dem Bauch, die weiblichen auf dem Rücken treiben. Es ist nicht ganz von der Hand zu weisen, daß durch den Fettreichtum des weiblichen Körpers, insbesondere durch die Entwicklung der Brüste, die Neigung, die Bauchseite nach oben zu drehen, stärker sein kann als beim männlichen Körper. Sobald der Darm durch Fäulnisgase aufgetrieben ist, schwimmen selbstverständlich alle Leichen mit dem Bauch nach oben.

Abgesehen davon, daß die Lage mit dem Bauch nach oben, wie eben ausgeführt, für den Menschen und die meisten Wirbeltiere im Wasser die natürliche Gleichgewichtslage darstellt, hat sie noch einen besonderen Vorzug. Das Wasser übt nämlich auf Brust und Bauch eines senkrecht bis an den Hals eingetauchten menschlichen Körpers einen ganz erheblichen Druck aus (13). Auch bei wagerechter oder schräger Stellung des Körpers mit dem Rücken nach oben ist der Wasserdruck auf Brust und Bauch so groß, daß er ein sehr fühlbares Hindernis für die Atembewegungen bildet. Ist dagegen die Bauchseite nach oben gekehrt, so ist sie nur einer viel geringeren Druckhöhe ausgesetzt, und die Atmung ist in dieser Stellung merklich freier.

Wegen seines geringen spezifischen Gewichtes vermag also der Mensch sich ohne oder wenigstens fast ohne Bewegung auf der Wasseroberfläche schwimmend zu erhalten, solange er die Lungen nicht allzuweit entleert. Brücke stellt daher mit Recht „das Haushalten mit dem Atem“ für die Kunst des Schwimmens an die erste Stelle (17).

Vom vergleichenden Standpunkt aus verdient ein Kunststück Erwähnung, das von Schwimmkünstlern vorgeführt worden ist, daß sie nämlich ohne sichtbare Bewegung im Wasser nach Belieben schwimmen, untergehen und wieder auftauchen konnten (98). Dies Kunststück kommt einfach dadurch zustande, daß der mit lufterfüllten Lungen schwimmende Körper schwerer wird als Wasser, sobald die Luft in den Lungen durch eine heftige Ausatmung bei geschlossenen Luftwegen zusammengedrückt wird. Daß dies möglich ist, zeigt der Versuch, den nachfolgender Ueberschlag bestätigt: Der Exspirationsdruck, am Pneumatometer gemessen, kann bis auf 0,2 Atmosphäre getrieben werden. Bei 0,2 Atmosphäre Ueberdruck wird das Volum der Lungen um ein Zehntel vermindert. Da der Körper mit gefüllten Lungen ungefähr 500 g Auftrieb hat, reicht die Verminderung des Lungenvolumens um ein Zehntel hin, ihn untersinken zu machen.

Es ist möglich, daß die im Wasser lebenden Lufttiere auf diese oder ähnliche Weise ihr spezifisches Gewicht nach dem augenblicklichen Bedürfnis einstellen.

2. Dynamik.

Was nun die Schwimmbewegungen betrifft, so können sie, wie oben angedeutet, auf zwei verschiedene Weisen den Auftrieb des Körpers unterstützen oder ersetzen: entweder indem sie gerade nach

unten gerichtete Ruderschläge darstellen, die vermöge des Wasserwiderstandes den Körper unmittelbar emportreiben, oder indem sie den Körper in wagerechter Richtung forttreiben, wobei zugleich mit dem wagerechten Widerstand des Wassers unter Umständen auch eine nach oben gerichtete Komponente auftritt, die den Körper emportreibt.

Die Schwimmbewegungen können mit den vorderen oder den unteren Extremitäten oder auch mit allen zugleich oder abwechselnd ausgeführt werden. Jedenfalls aber müssen sie, um einen wirksamen Widerstand im Wasser zu finden, schnell ausgeführt werden, sie müssen die Form von Schlägen oder Stößen haben. Da der Widerstand des Wassers ungefähr mit dem Quadrat der Geschwindigkeit der Bewegung zunimmt, bietet das Wasser einer langsamen Bewegung sehr wenig, schnellen Stößen aber sehr viel Widerstand.

Da die Schwimmstöße, ganz abgesehen von dem Widerstande des Wassers, an sich eine gewaltsame Bewegung der Massen der Extremitäten bedeuten, erfordert das Schwimmen, insbesondere das schnelle Schwimmen, eine unverhältnismäßig große Anstrengung. Dadurch wird auch an die Atmung eine hohe Anforderung gestellt, und da die Atembewegungen, wie oben angegeben, durch den Wasserdruck behindert sind, wirkt das Schwimmen außerordentlich stark ermüdend.

Was die Form der Schwimmbewegungen betrifft, so läßt sich über den oben erörterten Satz hinaus, daß sie als schnelle Stöße ausgeführt werden, nichts Bestimmtes angeben. Man unterscheidet verschiedene Formen des Schwimmens des Menschen und vergleicht sie auch nicht selten mit den Schwimmbewegungen der Tiere. So ist in vielen Anleitungen zum Schwimmen zu lesen, daß der Mensch entweder wie der Hund oder wie der Frosch schwimmt. Dies läuft, soweit es zutreffend ist, darauf hinaus, daß bei der ersten Form die Gliedmaßen beider Seiten abwechselnd, bei der zweiten gleichseitig gebraucht werden. Diese Form der Bewegung hat aber nur sehr wenig innere Verwandtschaft mit den Schwimmbewegungen der Frösche.

Es finden sich ferner in der Literatur über die Praxis des Schwimmens (36, 43, 98) viele mechanische Theorien angeführt, die aber alle einseitig, vielfach geradezu falsch sind. Die moderne Technik der Wettschwimmer hat eine ganze Anzahl sehr förderlicher Bewegungsformen hervorgebracht, die auf die verschiedenste Weise annähernd dasselbe leisten. Als Beispiele für die verschiedenen widersprechenden Lehren auf diesem Gebiet seien nur einige Punkte angeführt: Es wird angegeben, daß man die Fußspitzen anziehen solle, um mit der ganzen Sohle gegen das Wasser zu treten. Demgegenüber lehrt Gutsmuths (36), daß der Stoß der Füße gegen das Wasser mit dem Fußrücken gegeben werde. Auerbach (5) und mit ihm das von der preußischen Heeresleitung angenommene Schema lehrt, daß die Beine kräftig zusammengeschlagen werden sollen, in der Vorstellung, daß dadurch ein Wasserkeil nach hinten hinausgedrängt werde. Dagegen lehrt Hirth (43) in Uebereinstimmung mit der eigentlichen Bewegung aller praktischen Schwimmer, daß die Beine nur im Anfang des Stoßes, während sie weit auseinandergespreizt sind, eine Adduktionsbewegung machen.

Endlich läßt sich für die Lage des Rumpfes im Wasser gar keine feste Bestimmung aufstellen, denn manche Schwimmer schwimmen auf der Brust, andere auf der Seite am schnellsten, und gute Rückenschwimmer erreichen auch in dieser Stellung so große Geschwindigkeiten, daß sie die der meisten Brustschwimmer weit übertreffen.

Es fehlt an Augenblicksbilderreihen, die man freilich nur in einem gut beleuchteten Aquarium oder allenfalls aus größerer Höhe von oben in sehr klarem Wasser aufnehmen könnte, um die Form der Schwimmbewegungen des Menschen genauer verfolgen zu können.

Selbst wenn diese zuverlässigen Unterlagen vorhanden wären, würde man schwerlich eine zutreffende Angabe über die natürlichen Schwimmbewegungen des Menschen machen können. Denn es besteht eine so große Mannigfaltigkeit in der Bewegungsform, daß man nicht einmal den Menschen in eine der drei weiter unten bezeichneten Hauptgruppen der schwimmenden Tiere einreihen kann. Freilich, der größte Teil der Kulturmenschen schwimmt, soweit er es überhaupt tut, gleichseitig, mit Bewegungen, die angeblich die des Frosches zum Vorbild haben. Aber der Mensch vermag ebensowohl ungleichseitig zu schwimmen, was der Volksmund „pudeln" nennt. Es wird behauptet, daß diese Art zu schwimmen allen slawischen Völkern eigentümlich sei. Auffallend ist übrigens, daß der Mensch, der sich sonst beim Kriechen auf allen Vieren nach der gewöhnlichen Fußfolge des Ganges der Vierfüßer richtet, vgl. Teil II, Abschn. I, p. 10, beim „Pudeln" sich wie ein Paßgänger verhält, d. h. Arm und Bein derselben Seite gleichzeitig bewegt.

Ueberdies bedienen sich die erfolgreichsten Kunstschwimmer der Neuzeit noch ganz anderer Bewegungsformen, deren eine (98) folgendermaßen beschrieben wird: Der Körper liegt flach auf dem Wasser in Seitenlage. Der obere und untere Arm greifen abwechselnd weit nach vorn, ohne jedoch aus dem Wasser gehoben zu werden, und machen je einen Ruderschlag nach hinten. Das obere Bein wird in bestimmtem Zeitverhältnis zur Bewegung der Arme vorwärts und rückwärts geschlagen, wobei es mit gebeugtem Knie bei jeder Umkehr einen Ruderschlag, einmal mit der Hinterseite, einmal mit der Vorderseite des Unterschenkels ausführt. Gleichzeitig macht das untere Bein, ohne wesentlich in der Hüfte bewegt zu werden, aus dem Knie heraus Ruderschläge mit dem Fußrücken. Diese verwickelte Bewegungsform gehört weder zu den gleichseitigen noch einfach zu den ungleichseitigen Schwimmbewegungen, sie muß den mittelbaren zugeteilt werden. Als Ergebnis aufs höchste ausgebildeter Kunst würde sie kaum ins Gebiet physiologischer Betrachtung zu ziehen sein, wenn sie nicht als die zweckmäßigste bekannte Form der Schwimmbewegungen besondere Bedeutung hätte.

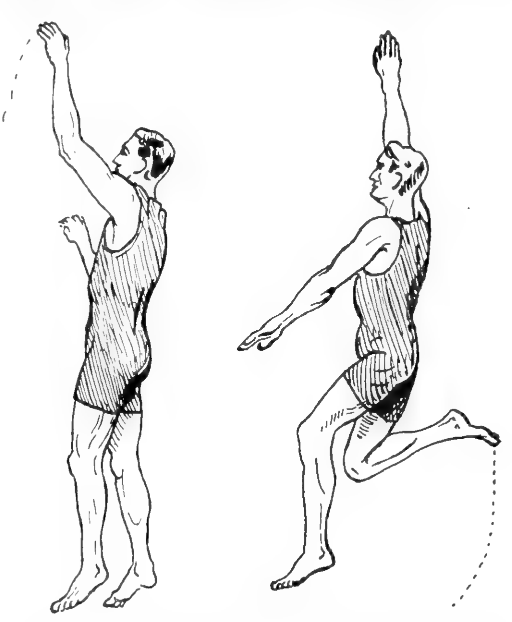


Fig. 60. Bewegungen eines Kunstschwimmers nach THOMAS. Die Arme rudern abwechselnd, ohne über das Wasser gehoben zu werden. Das linke Bein schlägt gleichzeitig mit den Armbewegungen hin und her, der rechte Unterschenkel wird gestreckt und gebeugt.

Für die Mechanik der menschlichen Schwimmbewegung ist die Tatsache nicht unwichtig, daß es einen englischen Meisterschaftsschwimmer gegeben hat, der nur ein Bein hatte (98). Auch unter den tauchenden Fischerjungen im Hafen von Santa Cruz auf Teneriffa habe ich einen beobachtet, dem ebenfalls ein Bein bis auf einen kurzen Stumpf des Oberschenkels fehlte, dem aber im Wasser dieser Mangel nicht anzumerken war.

3. Vergleich zwischen Mensch und Tier.

Vom vergleichenden Standpunkt ist vielleich auf eine Betrachtung hinzuweisen, die in vielen Schriften zu finden ist und besagt, daß alle Tiere von Natur schwimmen können, während der Mensch es erst lernen müsse.

Demgegenüber wird mitunter angegeben, daß manche Tiere nicht schwimmen können. Thomas (88) nennt als solche Tiere: Ameisen, Affen, Kamele, Giraffen, Lamas, Hühner, und bemerkt dazu, daß ein anglo-indischer Gewährsmann ihm bezeugt habe, daß die Kamele doch schwimmen können. Ameisen schwimmen ebensogut wie irgendwelche anderen Landinsekten. Von den sehr verschiedenen Arten Affen sollen einige vorzüglich schwimmen können. Hühner schwimmen, wie ich selbst bestätigen kann, auf kürzere Strecken ganz vortrefflich. Giraffen und Lamas dürften selten in die Lage kommen, es ist aber kein Grund anzunehmen, daß sie schlechter schwimmen sollten als Kamele oder Pferde, von denen allerdings angegeben wird, daß einzelne das Schwimmen nicht erlernen könnten. Schulz (89) erwähnt sogar eine Giraffe, die in der Angst vor einem kläffenden Hunde ins Wasser sprang. Es blieb demnach von den aufgezählten Arten keine einzige übrig, die nicht von Natur schwimmen könnte.

Danach würde es scheinen, als sei es allerdings Tatsache, daß alle Tiere außer manchen Affen und Menschen „von Natur“ schwimmen können. Trotzdem kann diesem Satze kein großer Wert beigemessen werden, denn „von Natur“ und „schwimmen können“ sind zu unbestimmte Begriffe. Der Meisterschaftsschwimmer Beckwith soll mit seinem zweijährigen Kinde den Versuch gemacht haben, daß es, obschon es nicht schwimmen gelernt hatte, auf tiefem Wasser an der Oberfläche blieb. Ob Menschen, die nicht schwimmen gelernt haben, notwendig ertrinken müssen, sobald sie in tiefes Wasser kommen, ist fraglich. Ebenso ist fraglich, ob jedes Tier sich sicher auf der Wasseroberfläche erhält. Angenommen, daß beides der Fall sei, so ließe sich der Unterschied zwischen Mensch und Tier auf den Unterschied in der Stellung der Atemöffnung und den Unterschied im Gebrauch der oberen Extremitäten zurückführen. Das Tier macht beim Schwimmen, wie schon Pettigrew (77) bemerkt, ungefähr dieselben Bewegungen wie beim Gehen, der Mensch und der Affe dagegen greifen im Sinken instinktiv mit den Armen nach oben und beschleunigen dadurch nur das Untergehen.

Eben dies soll der Grund sein, weshalb die Affen nicht schwimmen können sollen.

B. Schwimmen der Tiere im allgemeinen.

1. Statik im allgemeinen.

Die statischen Bedingungen des Schwimmens der Tiere sind im allgemeinen dieselben wie die des Schwimmens der Menschen. Für

den Auftrieb ist das spezifische Gewicht, für die Stellung, die der schwimmende Körper im Wasser annimmt, die Lage seines Schwerpunktes zu der des Schwerpunktes der verdrängten Wassermasse maßgebend. Ein besonderer Fall kommt bei einigen niedrigstehenden Wassertieren vor, bei denen beobachtet wird, daß sie ohne sichtbare Ursache im Wasser bald auf- bald absteigen. Man muß annehmen, daß hier durch innere, noch nicht sicher festgestellte Veränderungen das spezifische Gewicht des Körpers vermindert oder erhöht wird (25). Die betreffenden Fälle werden im einzelnen jeder an seiner Stelle erwähnt werden.

2. Schwimmbewegungen der Tiere im allgemeinen.

Für die Dynamik des Schwimmens der Tiere kommt in erster Linie der Widerstand in Betracht, den ihr Körper im Wasser findet. Es ist oben schon zur Genüge hervorgehoben, daß die Gesetze des Wasserwiderstandes zu verwickelt sind, als daß sich eine einfache Beziehung zwischen Form und Widerstandsgröße aufstellen ließe. Die darauf bezüglichen Bemühungen Ostwalds (75) laufen darauf hinaus, daß sie wohl eine ganz grobe Annäherung gewähren, schließlich aber ist mit der zusammenfassenden Angabe: „Formwiderstand" über die Größe, um die es sich handelt, nichts gesagt.

Von allgemeinen Sätzen läßt sich nur der anführen, daß es für einen Körper von gegebener Länge und gegebenem Querschnitt eine für das Durchdringen durch das Wasser geeignetste Form geben muß. Diese Form, die „ichthyoïde", ist annähernd spindelförmig und zeigt jedenfalls gewölbtes Anschwellen von einer Spitze bis zum größten Querschnitt, und ebenso gewölbtes Abschwellen bis zu einer Spitze. Welche Krümmung die günstigste ist, und an welcher Stelle der Länge der größte Querschnitt liegen muß, kann nicht angegeben werden, doch wird angenommen, daß der größte Querschnitt, in der Bewegungsrichtung gerechnet, vor der Mitte des Körpers liegen muß. Der Körper der Fische ist also im allgemeinen nach den günstigsten Bedingungen für die Durchdringung des Wassers geformt (51).

Was die Schwimmbewegungen der Tiere, sowohl der im Wasser lebenden als der nur gelegentlich in oder auf das Wasser gehenden anbetrifft, so geht zunächst aus obiger Betrachtung hervor, daß durch schnelle Bewegung kleiner Körperteile in einer Richtung eine langsamere Bewegung des Gesamtkörpers in der entgegengesetzten Richtung hervorgerufen werden kann. Zur Erreichung dieses Zweckes ist es durchaus nicht notwendig, wohl aber förderlich, daß die bewegten Körperteile schaufelartige oder ruderförmige Gestalt haben. Es ist auch nicht erforderlich, daß die Ruderfläche oder der entsprechende Körperteil nach dem Ruderschlage in anderer Stellung durch das Wasser zur Ausgangsstellung zurückkehre, wenn nur das Zurückführen langsamer geschieht als der Ruderschlag. Aus diesen Sätzen geht hervor, daß die Form der Schwimmbewegungen sehr mannigfaltig sein kann, so daß z. B. sogar für das Schwimmen des Menschen eine bestimmte Norm nicht gegeben werden kann.

Indessen lassen sich die Schwimmbewegungen der Tiere doch in eine Anzahl Gruppen einteilen. Man kann zunächst gleichseitiges und ungleichseitiges Schwimmen unterscheiden und diesen beiden Bewegungsarten eine dritte Gruppe als die der mittelbaren

Schwimmbewegungen gegenüberstellen. Die Bezeichnungen sind nach einzelnen Merkmalen gewählt und geben keine ausreichende Bestimmung der Begriffe an, die vielmehr am besten durch bekannte Beispiele zu erläutern sind.

Der Frosch, der Seelöwe bieten Beipiele gleichseitigen Schwimmens dar, der Hund, die Ente Beispiele ungleichseitiger Schwimmstöße. Die Schwanzschläge der Fische, die Fortbewegungsweise der Cephalopoden und gewisse „Stile“ menschlichen Schwimmens gehören weder der einen noch der anderen Art an, und ich stelle sie in der dritten Gruppe zusammen, die natürlich ebenso wie die anderen weiter in Untergruppen zerfällt.

Zu dieser dritten Gruppe gehört namentlich noch eine Art des Schwimmens, die als Schwimmen durch Rückstoß bezeichnet werden kann. Sie besteht darin, daß eine an beliebiger Stelle des Körpers in ihn aufgenommene Wassermasse mit Gewalt nach einer bestimmten Richtung ausgetrieben wird. Der Rückstoß der Wassermasse oder, richtiger gesprochen, der Widerstand, den sie an dem umgebenden Wasser findet, treibt dann den Körper in der entgegengesetzten Richtung fort. Wird das Wasser in der Richtung, in der die Bewegung erfolgen soll, eingesogen, so könnte schon dadurch eine Vorwärtsbewegung erzeugt werden, die beim Ausstoßen nach der anderen Seite verstärkt werden würde. Es kann aber ohne Schaden das Einsaugen und Ausstoßen durch ein und dieselbe Oeffnung, also auch in ein und derselben Richtung geschehen, und wenn nur die Bewegung in einer Richtung schneller geschieht als in der anderen, wird dennoch der Körper in einer Richtung vorrücken. Denn der Widerstand, den das Wasser der Bewegung entgegensetzt, wächst mit dem Quadrate der Geschwindigkeit, und daher ist die Wirkung der gewaltsamen Bewegung unverhältnismäßig größer als die der langsameren Bewegung.

In einer allgemeinen Betrachtung über die Anpassung von Säugetieren an das Leben im Wasser stellt Kükenthal (50) sieben Gruppen zusammen, bei denen die Anpassung morphologisch erscheint: 1) Rodentia: *Hydromys, Holochilus, Arvicola, Fiber, Castor, Hydrochoerus.* 2) Insectivora: *Sorex*, *Myogale.* 3) Pachydermata: *Hippopotamus.* 4) Carnivora: *Lutra.* 5) Pinnipedia. 6) Cetacea. 7) Monotremata: *Chironectes, Ornithorhynchus.*

C. Schwimmen der Säugetiere.

1. Affen.

Die Vorstellung, daß die Affen, d. h. alle Affen nicht schwimmen könnten, ist jedenfalls irrig. Nach mündlichen Mitteilungen überschwimmen die Nasenaffen im Indischen Archipel sogar Meeresarme. Dagegen sollen die Paviane nicht schwimmen können. Dies würde stark gegen die obenerwähnte Hypothese sprechen, denn ohne Zweifel müßte der instinktive Trieb, mit den Armen nach oben zu greifen, bei den baumbewohnenden Nasenaffen stärker sein, als bei den auf allen Vieren laufenden Pavianen, von denen man im Gegenteil annehmen würde, daß sie genau so gut oder eher besser schwimmen müßten als Hunde.

Interessant wäre es, zu erfahren, ob die schwimmenden Affen zu den gleichseitigen oder ungleichseitigen Schwimmern nach der oben gegebenen Einteilung gehören.

2. Schwimmen der Fledermäuse.

Unter den Fledermäusen ist eine als Wasserfledermaus bezeichnet, aber nur, weil sie am und über dem Wasser angetroffen wird.

Ich habe selbst einmal an der Saale bei Kösen eine Fledermaus am hellen Vormittag aus einem Loch in der Futtermauer der Eisenbahn kriechen und etwa handhoch ins Wasser springen oder fallen sehen. Sie tauchte kaum unter und schwamm aufrecht, ungefähr wie ein Mensch, der „Wasser tritt", an die Mauer heran, an der sie nach einiger Mühe mit den Flügelkrallen und Füßen wieder hinauf- und in das Loch zurückkletterte.

3. Pinnipedia.

Die Flossenfüßer sind im Wasser mehr zu Haus als auf dem Lande. Ihr Körperbau ist der Bewegung im Wasser angepaßt durch verschiedene Eigenschaften. 1) Die Extremitäten sind als Flossen ausgebildet. 2) Die Körperform im ganzen nähert sich der eines Fischkörpers, indem der Hals, allmählich anschwellend, in den Rumpf übergeht, und die Hinterextremitäten an das Schwanzende ohne eine Verbreiterung durch Hüften anschließen. Es fehlen alle ein- oder ausspringenden Winkel, der ganze Körper stellt ein keilförmig zugespitztes und hinten wieder keilförmig auslaufendes Gebilde dar, hat also eine sehr geeignete Form, um das Wasser leicht zu durchdringen. 3) Nase und Ohren sind verschließbar, die Atmungsorgane so ausgebildet, daß die Tiere lange Zeit unter Wasser aushalten können. 4) Das Unterhautfettgewebe ist so reichlich, daß es als ein Schutzmantel gegen die Wärmeentziehung durch das Wasser angesehen werden darf.

Die Flossenfüßer scheinen die Füllung ihrer Lungen so zu regeln, daß sie sowohl unter dem Wasser auf dem Grunde liegend, wie auch an der Oberfläche auf dem Wasser treibend, regungslos verharren können. In welcher Weise dies geschieht, ist unbestimmt, vielleicht durch Einstellung des Brustkorbes und des Zwerchfelles auf eine bestimmte Stellung, bei der die Lungen gerade die erforderliche Weite haben, daß ihr Luftinhalt das spezifische Gewicht des Körpers auf den erforderlichen Wert bringt. In beiden Fällen pflegen sie, entgegen irrtümlichen Angaben, sich mit Vorliebe auf den Rücken zu drehen, also mit dem Bauch nach oben zu schwimmen. Dies entspricht der Lage des Schwerpunktes des Körpers im Vergleich zum Schwerpunkt des Auftriebes, durch die das stabile Gleichgewicht eben nur in der Rückenlage erreicht wird.

Die Seelöwen (*Otaria jubata*) schlagen, wenn sie so auf dem Rücken treiben, die Vorderflossen zusammen, so daß sie, zusammen einen Bogen bildend, hoch über die Wasserfläche emporragen (12).

Die Umbildung der Extremitäten zu Flossen hat die eigentümliche Folge, daß die Haut der Zehen mit der sie verbindenden Schwimmhaut über die Nagelglieder hinaus verlängert ist, so daß die Nägel auf der Fläche der Flossen liegen. An den Hinterfüßen sind die 1. und 5. Zehe, die bei anderen Tieren am kürzesten zu sein pflegen, die längsten, so daß eine um so größere Schwimmhautfläche dazwischen ausgespannt werden kann (39).

Stellung und Beweglichkeit der Hinterextremitäten ist bei den drei Familien der Flossenfüßer verschieden. Bei den Seehunden sind beide Hinterflossen zusammen nach hinten gestreckt, so daß sie einen Ruderschwanz zu bilden scheinen, und sie können aus dieser Stellung

nicht wesentlich nach vorn bewegt werden, dagegen legen sie sich in sehr vollkommener Weise zu einem spitzen Endstück zusammen. Bei den Seelöwen ist die Ausdehnung der Flossen größer und die Hinterflossen können nach vorn ganz unter den Leib geschlagen werden. Bei den Walrossen ist die Beweglichkeit in noch höherem Grade der der Landsäugetiere ähnlich.

In bezug auf die Form der Schwimmbewegungen finden sich keine genaueren Angaben. Aus eigener Beobachtung in Tiergärten kann ich anführen, daß die schnellste Bewegung auf kurze Strecken sprungweise ausgeführt wird, indem das Tier sich durch gewaltige Schläge aller Extremitäten zugleich vorwärtsschnellt, und dann mit zusammengelegten Flossen vorwärtsschießt. Die Geschwindigkeit, die dabei erreicht wird, beträgt nach meiner Schätzung etwa 5 m.

Diese Bewegung ist eine gleichseitige. Bei langsamem Schwimmen dürfte die ungleichseitige Bewegung, wenigstens beim Seehund, die Regel sein. Da alle anderen „vierfüßigen Tiere" ungleichseitig schwimmen, scheint es, als ob bei fortschreitender Entwicklung zum Wassertier ein Punkt komme, bei dem die gleichseitige Bewegung angenommen wird. An diese dürfte sich, nach dem Beispiel der Cetaceen zu schließen, als höchste Stufe die der mittelbaren Schwimmbewegungen anschließen.

Bei Elliot (16) findet sich, wie Brehm mitteilt, die Angabe, daß die Seelöwen, wenn sie in Herden getrieben werden, eine Strecke von 2 englischen Meilen, also über 3 km in 10 Minuten zurücklegen. Diese Angabe, die übrigens nur auf Schätzungen zu beruhen scheint, dürfte übertrieben sein, aber es geht aus ihr hervor, daß die Seelöwen auch auf größere Strecken sehr schnell schwimmen können.

4. Carnivora.

Die Raubtiere vermögen wohl alle zu schwimmen, obschon nur wenige Arten sich gewohnheitsmäßig im Wasser bewegen. Sie sind selbstverständlich ungleichseitige Schwimmer.

Von den Katzen ist zu erwähnen, daß die Tiger nicht selten große Strecken schwimmend zurücklegen (87).

Das Schwimmen der Hunde mag hier als Beispiel des Schwimmens der vierfüßigen Tiere im allgemeinen näher erörtert werden.

Die vierfüßigen Tiere sollen, wie oben erwähnt, von Natur schwimmen können. Hierzu trägt ihre Körperform wesentlich bei, denn sie nehmen, wenn sie die ihnen beim Laufen auf dem Lande geläufigen Bewegungen ausführen, von selbst eine wagerechte Lage ein, aus der sie den Kopf nur wenig zu heben brauchen, um Nase und Maul über Wasser zu halten.

Nach Versuchen von H. Munk (71) schwimmen Hundeleichen an der Oberfläche des Wassers in derselben Stellung wie lebende Hunde, nur einzelne liegen dabei nach der Seite geneigt. Daraus dürfte übrigens auch hervorgehen, daß das spezifische Gewicht des Hundes geringer ist als das des Menschen.

Die Schwimmbewegungen der Hunde und der „vierfüßigen Tiere" überhaupt sind ausgesprochen und ausnahmslos ungleichseitig. Sie unterscheiden sich nicht sehr wesentlich von der Bewegung beim Gehen oder Laufen, indem alle vier Extremitäten in geordneter Folge gebeugt nach oben und vorn gebracht werden und gestreckt nach unten und hinten ausschlagen. Durch die abwechselnde Bewegung beider Seiten entsteht ein seitliches Wackeln des Körpers, das in seitlichen Biegungen der Wirbelsäule besteht.

Das Wesentliche an den Schwimmbewegungen der Hunde, wie der vierfüßigen Tiere überhaupt, ist, daß der wirksame Schlag schnell ausgeführt wird, während das Zurückholen langsamer geschieht. Dadurch findet, wie oben auseinandergesetzt worden ist, der Ruderschlag einen viel bedeutenderen Widerstand im Wasser, als die entgegengesetzte Ausholbewegung.

Was die Geschwindigkeit der Fortbewegung im Wasser anbetrifft, so haben die vierfüßigen Tiere vor dem Menschen mannigfache Vorteile voraus. Die Gestalt des Körpers nähert sich im allgemeinen mehr als die des Menschen der Spindelform, die für das Durchdringen durch das Wasser die geeignetste ist. Die Gliedmaßen sind verhältnismäßig dünn und leicht, und werden vom Rumpf aus durch sehr starke Muskeln in Bewegung gesetzt, so daß die Arbeit, sie zu bewegen, klein ist, während sie doch bei hinreichend schneller Bewegung genügenden Widerstand im Wasser finden.

Vom Schwimmen der vierfüßigen Tiere im allgemeinen auf das der Hunde im besonderen übergehend, ist zu bemerken, daß die Hunde nur mit der einen, dem Laufen ähnlichen Bewegung schwimmen und sich nicht etwa auf die Seite oder den Rücken wenden. Dagegen habe ich selbst einen großen Hund, unechten Leonberger, nach in das Wasser geworfenen Steinen etwa mannestief tauchen sehen.

Einige Hunderassen sind durch Schwimmhäute zwischen den Zehen dem Schwimmen besonders angepaßt (39).

Unter den Bären ist bekanntlich der Eisbär ein Meister im Schwimmen. Sein langgestreckter Körper und die verhältnismäßig sehr große Fläche seiner Tatzen bieten ihm dafür ohne Zweifel gewisse Vorteile vor den anderen Bärenarten. Es werden Angaben darüber gemacht, daß Eisbären große Entfernungen schwimmend zurücklegen. Ueber die Geschwindigkeit fehlen genauere Beobachtungen.

Die Fischottern stellen gegenüber den nur gelegentlich ins Wasser gehenden Hundearten eine wirklich ans Wasser angepaßte Raubtierfamilie dar.

Sie schwimmen vermöge ihrer mit Schwimmhäuten ausgestatteten Füße mit großer Geschwindigkeit und Gewandtheit und vermögen lange Zeit unter Wasser zu verweilen. Sie sind ferner in jeder Stellung unter und auf der Wasserfläche zu Haus und schwimmen sogar mit Vorliebe auf dem Rücken. Diese Stellung hat, wie oben auseinandergesetzt worden ist, den doppelten Vorzug, daß sie für den schwimmenden Körper eine stabile Gleichgewichtslage bietet und die Lungen nach Möglichkeit vom Wasserdruck entlastet.

Besonders bemerkenswert ist, daß die brasilianische Riesenotter *Lutra brasiliensis* mit einem Ruderschwanz ausgerüstet ist, der eine wagerechte Fläche darbietet. Diese Fläche kann als „Horizontalsteuer“ beim Tauchen Dienste leisten, und könnte auch durch auf und ab pendelnde Ruderschläge einen Antrieb geben. Doch dürfte bei der Länge des Schwanzes die Kraft solcher Ruderschläge kaum ausreichen, um eine merkliche Hilfe für die Ruderfüße zu gewähren.

Der Seeotter (*Latax lutris*) zeichnet sich dadurch aus, daß die Hinterfüße „ebensoweit zu Flossen umgebildet“ sind „wie beim Seehund, von der großen, vorn flach ausgezackten Schwimmhautfläche heben sich die einzelnen, von innen nach außen an Länge zunehmenden Zehen kaum mehr ab“ (39).

5. Insectivora.

Unter den Insektenfressern finden sich einige Arten, die an den Aufenthalt im Wasser angepaßt sind.

Bei der Wasserspitzmaus (*Crossopus*) sind die Füße dadurch zu Schwimmfüßen ausgebildet, daß sie mit einem steifen Besatz von Borsten versehen sind, die eine Art Schwimmhaut bilden.

Im tropischen Westafrika gibt es eine Art Wassermaulwurf, *Myogale moschata*, mit langem, an beiden Seiten abgeplattetem Ruderschwanz. Dieser Schwanz soll

ausschließlich als Bewegungsorgan im Wasser dienen, indem die Füße ohne Schwimmhaut sind (39).

Von denjenigen Insektenfressern, die nicht gewohnheitsmäßig schwimmen, ist zu erwähnen, daß der Igel ausgezeichnet schwimmen kann.

6. Cetacea.

Als vollkommene Wassertiere bilden unter den Säugern die Seesäugetiere eine eigene Gruppe.

Die Anpassung an das Leben im Wasser spricht sich aus in der Gestalt, die völlig der der Fische gleicht, im Bau der Atemorgane und in der Beschaffenheit der Haut, die dem starken Wärmeverlust durch das Wasser widersteht.

Am Gesamtbau des Körpers fällt vor allem auf, daß der Kopf, gerade wie bei den Fischen, mit vollen Linien in den Rumpf übergeht, ohne daß eine besondere Verbreiterung den Schultergürtel bezeichnet. Die Halswirbelsäule ist zu diesem Zweck in ihrer Länge auf das geringste mögliche Maß beschränkt, indem sie zwar die bei allen Säugern feststehende Zahl von sieben Wirbeln enthält, die aber als ganz dünne Platten dicht aneinander sitzen und in vielen Fällen sogar ankylotisch verschmolzen sind.

Die hinteren Extremitäten und der Beckengürtel sind bis auf ganz geringe Knochenanhänge geschwunden.

Dagegen ist am Schwanzende eine breite horizontale Flosse entwickelt, die kein knöchernes Gerüst enthält, sondern einfach aus der äußeren Haut hervorgeht, deren tiefere Schichten so verhärtet und durch gekreuzte Stränge mit denen der gegenüberliegenden Fläche verbunden sind, daß ein hinreichend steifes Ruderblatt entsteht (85). Dies mächtige horizontale Ruder kann durch die Rückenmuskulatur, die sich bis auf die Schwanzspitze fortsetzt, nach oben und durch die Bauchmuskeln, die ebenfalls bis an die Schwanzspitze verlängert sind, nach unten bewegt werden. Die starke Entwicklung der Rückenmuskulatur zum Zweck der Bewegung der Flossen gibt sich schon äußerlich durch eine sehr bezeichnende Ecke in der Rückenlinie zu erkennen.

An den Atmungsorganen ist äußerlich schon die Lage der Nasenöffnung auffällig, die als „Spritzloch“ bis auf die oberste Stelle des Kopfes, also scheinbar bis zum Scheitel nach rückwärts verlagert ist. Die Oeffnung erweitert sich nach innen unmittelbar unter der Außenfläche zu einer Kammer, in der eine gefältelte Klappe liegt, die, vorgedrückt, die Oeffnung völlig verschließen kann. Der Kehldeckel ist zu einer festen Röhre ausgebildet, die bis über den weichen Gaumen in die Rachenhöhle hinaufragt, so daß der Luftweg freibleibt, auch wenn der Schlund mit Wasser erfüllt ist (82). Die Trachea ist kurz und weit, die Lungen langgestreckt und nicht in getrennte Lappen aufgelöst, sondern durchweg zusammenhängend. Das Zwerchfell soll besonders stark ausgebildet sein (76, Bd. 3, p. 579).

Das Unterhautfettgewebe bildet eine mächtige Speckschicht, die sehr geeignet ist, den Körper gegen Wärmeverlust zu schützen (49).

Was nun die Statik des Schwimmens der Seesäugetiere betrifft, so dürfte ihr spezifisches Gewicht bei gefüllter Lunge jedenfalls geringer sein als das des Wassers, da auch der tote Körper auf dem Wasser schwimmt. Wie bei den Fischen dürfte auch bei den Walen

der Schwerpunkt des Körpers über oder mindestens sehr wenig unter dem Schwerpunkt des Auftriebes gelegen sein, so daß der tote Körper sich mit dem Bauch nach oben dreht.

Ein sehr interessantes Problem bietet das Verhalten der Atemorgane beim Tauchen. Große Wale sollen mehr als eine Stunde lang unter Wasser bleiben können und in Tiefen bis zu vielen hundert Metern hinabsteigen. Brehm (16) gibt als Durchschnittszahlen 30 bis 50 Minuten für die Dauer des Tauchens an, als Maximum 80 Minuten und 1300, dreizehn hundert Meter Tiefe!! Dabei sind für das Verhalten der Lungenluft zwei Möglichkeiten. Entweder die Körpermuskulatur und das Knochengerüst sind stark genug, einen wesentlichen Teil des ungeheuren Wasserdruckes zu tragen, der bei 300 m schon 30 Atmosphären beträgt, oder die Lunge muß durch den Wasserdruck auf einen sehr kleinen Teil des Rauminhaltes beschränkt werden, den sie an der Oberfläche des Meeres hatte. Wenn der Wal 10 m tief unter die Oberfläche geht, kommt zu dem Druck der Atmosphäre, unter dem er an der Oberfläche Luft eingeatmet hat, noch eine Atmosphäre Wasserdruck hinzu, der Druck wäre also verdoppelt, und jeder Kubikmeter Luft in der Lunge würde auf die Hälfte, also 500 l, zusammengepreßt. Geht der Wal nun noch 20 m tiefer, also 30 m unter die Oberfläche, so ist der Druck abermals verdoppelt, und das Volumen der Lungenluft nimmt abermals um die Hälfte ab. Um den Druck nun von neuem zu verdoppeln, sind nun 4 weitere Atmosphären erforderlich, die erreicht werden, wenn der Wal 70 m unter der Oberfläche ankommt. Dann sinkt das Lungenvolumen schon auf den 8. Teil, also für jeden Kubikmeter nur 112,5 l. Diese Rechnung zeigt, daß, wenn auch ein Teil des Druckes, der bei mehreren hundert Metern herrscht, durch die Brustwände getragen würde, doch eine sehr beträchtliche Verminderung des Lungenvolumens angenommen werden muß. Diese rein mechanische Betrachtung hat sehr bemerkenswerte Folgen für die Auffassung von dem Gaswechsel und der Wasserdampfspannung in den Lungen. Man muß annehmen, daß, während der Wal in einer Tiefe von 100 m unter Wasser verweilt, sein Blut für eine Spannung von mehreren Atmosphären mit Gas gesättigt wird.

Möglicherweise hängt mit diesen Verhältnissen die Tatsache zusammen, daß die aus dem Spritzloch ausgeblasene Luft reichlich mit kondensiertem Wasser beladen ist.

Auffällig ist vom mechanischen Standpunkt die Angabe Lucas (56), daß das Knochengerüst des Wales auf der rechten Körperhälfte stärker ausgebildet sei als auf der linken.

Die Dynamik des Schwimmens der Wale stimmt mit der bei den Fischen sehr nahe überein. Die Vorderflossen werden nur bei langsamer Bewegung und zum Steuern benutzt, während die Ortsbewegung von der Schwanzflosse ausgeht. Die Schwanzflosse wird im Gegensatz zu der bei den Fischen nicht seitlich, sondern von oben nach unten und umgekehrt bewegt. Für seitliche Bewegung wäre sie, da sie sich wagerecht ausbreitet, offenbar untauglich. Die Theorie der Fortbewegung des Fischkörpers durch seitliches Hin- und Herbewegen des Schwanzes kann aber ohne weiteres auch auf die Bewegung des Walfischkörpers durch die wagerechte, auf und ab bewegte Schwanzflosse übertragen werden. Das Wesentliche daran ist, daß nach dem oben angeführten Gesetz des Wasserwiderstandes ein schnell geführter Ruderschlag ungleich stärkeren Antrieb gewährt als ein langsamer.

Wenn es also auch scheinen könnte, daß eine gleichmäßige hin und her gehende Bewegung der Schwanzflosse ebensoviel Antrieb nach hinten wie nach vorn geben müßte, so ist doch sogleich klar, daß eine solche Bewegung zu kräftigem Antrieb ausschließlich nach vorn ausgenutzt werden kann, wenn jedesmal der Teil der Bewegung, der dem Antrieb nach vorn günstig ist, mit voller Kraft und größter Geschwindigkeit ausgeführt wird, während derjenige Teil der Bewegung, der geeignet ist, den Körper zurückzutreiben, langsam geschieht.

Die Schwanzflosse der Wale wird also etwas langsam gehoben, bis sie sich der senkrechten Stellung nähert. Dies stellt zwar eine Art Ruderschlag dar, durch den der Körper rückwärts bewegt werden muß, wenn aber die Bewegung langsam genug ausgeführt wird, ist ihre Wirkung unmerklich gering. Nun wird die Schwanzflosse durch Kontraktion der ventralen Muskeln plötzlich gewaltsam nach hinten in die wagerechte Lage zurückgeschlagen und übt einen mächtigen Stoß nach hinten und unten gegen das Wasser. Der Körper des Wales wird durch den Widerstand, den die Schwanzflosse bei diesem Stoß am Wasser findet, nach vorn geschoben. Da gleichzeitig die Wassermasse hinter dem Schwanz einen Antrieb nach unten erfährt, kann nun die Flosse ohne merklichen Widerstand über die wagerechte Lage hinaus weiter nach unten geführt werden, wobei allerdings der geringe Widerstand, den sie an ihrer Bauchfläche findet, der Fortbewegung in gewissem Grade hinderlich sein muß. Es folgt nun ein kräftiger Schlag aufwärts, der ebenso wie der vorhergehende schnelle Schlag abwärts einen starken Antrieb nach vorn gibt, und so fort.

Die Geschwindigkeit, mit der sich die Waltiere auf diese Weise bewegen, ist sehr groß. Bekanntlich haben einige Arten, wie *Phocaena*, die Gewohnheit, Schiffen auf längere Strecken zu folgen. Dabei machen sie stundenlang eine Fahrt von 9—10 Knoten. Schätzungsweise würde ich annehmen, daß dies für längere Strecken schon eine Anstrengung bedeutet, denn die Geschwindigkeit, mit der man sie von weitem frei über die Fläche hinziehen sieht, scheint etwas geringer zu sein, und auf einem schneller fahrenden Schiffe habe ich sie zu wiederholten Malen alsbald zurückbleiben sehen. Dies trifft mit den Angaben von Olshausen (73) überein.

Auf kurze Strecken dagegen ist ihre Geschwindigkeit erheblich größer, wie man schon daraus erkennen kann, daß sie hohe und weite Sprünge aus dem Wasser machen. Auch die Walfische sollen mitunter mit dem ganzen Leibe über die Wasseroberfläche emporspringen.

7. Rodentia.

Die Nagetiere bieten den interessanten Fall, daß ein und dieselbe Art, *Arvicolina amphibius*, in zwei Rassen zerfällt, von denen die eine als Wasserratte am und im Wasser, die andere auf dem trockenen Lande lebt, ohne daß irgendein Merkmal des Körperbaues sie unterscheiden ließe (39). Dies beweist, daß auch auf dem Lande lebende Nager zum Schwimmen geschickt sind.

Es sind ferner namentlich noch zwei Arten Nager als Wasserbewohner anzuführen, nämlich die Bisamratte und der Biber. Die Bisamratte erreicht fast die Größe des Bibers, dem sie inbezug auf die Lebensweise ähnlich ist. Zum Schwimmen ist sie durch kurze Schwimmhäute an den Hinterfüßen befähigt. Der Schwanz ist ungefähr ebenso lang wie der Körper, schuppig und seitlich flach, so daß er beim Schwimmen als Seitensteuer dienen kann.

Der Biber ist ebenfalls an den Hinterfüßen mit Schwimmhäuten ausgestattet und schwimmt nach BREHM (16, Bd. 2, p. 470) mit gleichseitigen Stößen, ohne die Vorderpfoten zu benutzen. Dies dürfte nach meinen Beobachtungen im zoologischen Garten wohl nur für schnellere Bewegung auf weitere Strecken gelten, während bei lässigem Schwimmen der Biber ungleichseitige Bewegungen macht. Der in senkrechter Richtung abgeplattete Schwanz kann beim Schwimmen offenbar nur als „Horizontalsteuer“ zum Auf- und Abtauchen gebraucht werden. Es wird angegeben, daß der Biber im allgemeinen lautlos versinkt, wenn er aber erschreckt wird, mit lautem Aufklatschen des Schwanzes untertaucht. Der Biber soll bis zu 2 Minuten unter Wasser ausdauern können.

8. Ruminantia.

Auch die Rinder sind ausnahmslos zum Schwimmen befähigt. Namentlich sind viele Büffelarten gewöhnt, sich stunden- und tagelang im Wasser zu sühlen, wobei sie allerdings meist auf dem Grunde stehen mögen.

Unter den Antilopen wird namentlich vom Wasserbock berichtet, daß er ein „fast amphibisches“ Leben auf schwimmenden Schilfmassen führt. Seine Füße sind weit spreizbar, so daß sie ihn auf den losen Rohrmassen tragen und auch beim Schwimmen eine verhältnismäßig große Ruderfläche darbieten.

Der Wasserbock soll (89) oft bis auf die Nasenspitze völlig untergetaucht im Wasser verharren, so daß unter den Eingeborenen der Glaube entstanden ist, seine Hörner seien hohl und als Luftröhren ausgebildet. Wahrscheinlich kann er dies aber nur, wenn er einen Stützpunkt am Grunde oder an unter Wasser treibendem Röhricht findet.

9. Pachydermata.

Unter den Dickhäutern ist das Nilpferd an das Leben auf und unter dem Wasser am meisten angepaßt. Der Körper hat durch die dicke Fettschicht eine gleichmäßig gerundete Gestalt angenommen, die für das Durchdringen des Wassers geeignet ist; die Beine mit den ausspreizenden Zehen und breiten Sohlenflächen stellen wirksame Ruder dar, die Nasenöffnung oben am Kopfe kann aus dem Wasser hervorragen, wenn auch der ganze übrige Körper untergetaucht ist, und ist mit Schließmuskeln versehen, die sie wasserdicht zusammendrücken können. Die Bewegung beim Schwimmen ist ungleichseitig.

Die Nilpferde tauchen fortwährend und bringen oft lange Zeit am Grunde ruhend zu. Noch längere Zeit liegen sie, auf den Grund gestützt, in seichterem Wasser, so daß nur die obere Fläche des Kopfes über die Oberfläche hervorragt.

Ob sie unter diesen Umständen die Atmung in anderer Weise als beim Schwimmen einstellen, so daß ihr spezifisches Gewicht dauernd größer ist als das des Wassers, oder ob dies auch während des Schwimmens der Fall ist, bleibt unbestimmt.

Der Elefant, sagt SANDERSON (87, p. 52), schwimmt vielleicht besser als irgendein anderes Landtier. Eine Herde von 79 Elefanten setzte mit ihren Führern über die Mündungsarme des Ganges, wobei sie einmal 6 Stunden hintereinander in tiefem Wasser schwammen und nach einer Rast auf einer Sandbank erst nach 3 weiteren Stunden Schwimmens wieder aufs Land kamen. SANDERSON setzt hinzu, daß er von noch größeren Leistungen gehört habe.

Mutterelefanten sollen nach derselben Quelle ihre Jungen mit dem Rüssel unterstützen oder vor sich hertragen. Wenn sie ein paar Monate alt sind, setzen die Jungen sich der Mutter auf den Rücken oder schwimmen auch schon selbständig.

Einen besonderen Vorteil für den Aufenthalt im Wasser hat der Elefant offenbar dadurch, daß er durch den Rüssel atmen kann, selbst wenn der ganze Körper

einschließlich des Kopfes untergetaucht ist. Indessen dürfte der Elefant kaum in die Lage kommen, diesen Vorteil wirklich auszunutzen, jedenfalls hat er nicht, wie das Nilpferd, die Gewohnheit, stundenlang, bis auf die Nasenspitze untergetaucht, im Wasser zu liegen. Beim Hineinstürzen ins Wasser kann der ganze Leib untergehen und nur die emporgehobene Rüsselspitze allein sichtbar bleiben.

Die Schweine sind vorzügliche Schwimmer.

10. Ungulata.

Unter den Huftieren verdiente von allem das Schwimmen des Pferdes eingehendere Betrachtung, weil es von praktischer Bedeutung ist. Leider scheint sehr wenig darüber bekannt zu sein.

Für das Schwimmen der Pferde gilt ungefähr dasselbe, was oben vom Schwimmen der Hunde gesagt ist. Sie können, vermutlich wegen der verhältnismäßig großen Lungen und der reichlichen Menge Darmgase, mit der ganzen oberen Hälfte des Kopfes über Wasser schwimmen, und angeblich einen Reiter mit dem halben Leibe über Wasser tragen (3, 97).

Die Bewegung ist ungleichseitig und dürfte der des Schrittes zu vergleichen sein. Es wäre interessant, zu bestimmen, ob eine Aenderung der Gangart, wie beim Uebergang von Schritt zu Trab auch beim Schwimmen stattfindet, ob Paßgänger oder vielleicht alle Pferde überhaupt Paßschwimmer sind, aber es liegen darüber keine Angaben vor.

Wesentlich ist die Bemerkung von R. Thomas (98, p. 77), daß einzelne Pferde nicht imstande seien, schwimmen zu lernen.

11. Marsupialia.

Unter den Beuteltieren entspricht die Familie der Chironectiden in bezug auf ihre Lebensweise den Fischottern, und schwimmt mit Hilfe der Schwimmhäute, nach denen sie genannt ist (39).

12. Edentata.

Vom Faultier soll nach Fountain (29, p. 192) Bates berichten, daß er ein dreizehiges Faultier einen 450 m breiten Fluß habe überschwimmen sehen. Fountain bezweifelt dies, weil er gefunden hat, daß Faultiere eine so große Abneigung gegen das Wasser haben, daß sie schreien, wenn man sie hineinbringt.

13. Monotremata.

Das Schnabeltier ist so sehr Schwimmtier, daß es nach Brehm (16) selten länger als 1—2 Minuten über Wasser sichtbar wird, obschon es natürlich in seinem Bau länger in der Luft verweilt. Als Schwimmorgane kommen besonders Vorderfüße in Betracht, deren Schwimmhäute, ähnlich wie bei den Robben, beträchtlich weit über die Zehen hinaus vergrößert sind, während die Hinterfüße mehr zum Gehen geeignet scheinen. Der abgeplattete Schwanz dürfte wie beim Biber und bei der brasilianischen Fischotter hauptsächlich als Höhensteuer beim Tauchen dienen.

D. Schwimmen der Vögel.

1. Schwimmen der Vögel im allgemeinen.

Beim Schwimmen der Vögel handelt es sich ausnahmslos nur um gelegentliches Schwimmen, da keine Art Vogel ausschließlich auf das Leben in und auf dem Wasser angewiesen ist.

Vom Standpunkte der Mechanik des Schwimmens kann man die Vögel in vier Hauptgruppen einteilen:

1) Solche, die nicht schwimmen und von denen man daher behaupten kann, sie können auch nicht schwimmen.

2) Solche, die für gewöhnlich nicht schwimmen, aber imstande sind, zu schwimmen.

3) Solche, die unter gewöhnlichen Bedingungen oft schwimmen.

4) Solche, die sich vorwiegend schwimmend bewegen.

Diese Gruppen sind nicht streng auseinanderzuhalten. Von den meisten kleinen Landvögeln dürfte unbekannt sein, wie sie sich im Wasser verhalten, sie kommen daher in die erste Gruppe.

In die zweite Gruppe gehört z. B. das Haushuhn, ferner solche Vögel, die ins Wasser stoßen, aber nicht gewohnheitsmäßig darin verweilen, wie Eisvogel, Seeadler u. a. m.

Zur dritten Gruppe zählen vor allem die Mövenarten und Seeschwalben, zur vierten endlich die eigentlichen Schwimmvögel und Tauchervögel.

Auch diejenigen Vögel, die nicht besonders für den Aufenthalt im Wasser ausgebildet sind, haben infolge ihrer Anpassung an das Fliegen mehrere wesentliche Eigenschaften, die für das Schwimmen in Betracht kommen. Erstens bildet ihr lufthaltiges, durch das Sekret der Bürzeldrüse leicht eingefettetes Gefieder eine Umhüllung, die sich wenigstens auf kurze Zeit fast wie ein Boot verhält. Zweitens enthält ihr Körper bei verschiedenen Arten in verschiedenem Maße Luftsäcke, die in gefülltem Zustande eine sehr wesentliche Verminderung des spezifischen Gewichtes im Vergleich zum Wasser hervorbringen. Infolge dieser Umstände tauchen die Vögel beim Schwimmen viel weniger ins Wasser ein, als die Säugetiere, treiben auf dem Wasser, statt durch das Wasser zu schwimmen. Tote Vögel schwimmen auf der Oberfläche, während tote Säuger meist untergehen. Dieses Umstandes wegen gestaltet sich das Tauchen der Tauchervögel zu einem besonderen Problem, da es bei dem geringen spezifischen Gewicht des Vogelkörpers offenbar einer nicht unbedeutenden Arbeit bedarf, den Körper unter Wasser zu drücken.

Bei denjenigen Vögeln, die an den Aufenthalt im Wasser angepaßt sind, tritt dies im Körperbau, insbesondere in der Form der Füße und in der Beschaffenheit des Federkleides hervor. Die Federn sind dichter und straffer und werden durch das Sekret der Hautdrüsen so gut eingefettet gehalten, daß sie unbenetzbar bleiben. Wesentlich in diesem Punkte unterscheiden sich die Tauch-Schwimmvögel von anderen, die nicht auf den Aufenthalt im Wasser eingerichtet sind. Auch die Anordnung der Federn sind dem Zweck des Schwimmens angepaßt, indem bei den Schwimmvögeln unterhalb der Stelle, wo die Flügel angelegt werden, ein dickes und dichtes Polster von „Tragfedern" vorhanden ist, das verhindert, daß Wasser unter den Flügel eindringt (40).

2. Statik des Schwimmens der Vögel.

Wie eben schon angedeutet, ist das spezifische Gewicht des Vogelkörpers durch die in ihm enthaltenen Lufträume an sich geringer als das der Säugetiere, was sich darin ausspricht, daß tote Vögel auf dem Wasser schwimmen. Wenn, wie es bei Wasservögeln der Fall ist, das Federkleid kein Wasser annimmt, stellt dies eine Umhüllung dar, deren Eigengewicht sehr gering ist, während sie das Volumen des

Körpers, an der äußeren Begrenzung des Federkleides gemessen, sehr beträchtlich vermehrt. Die Bedeutung des Federkleides in dieser Hinsicht wird erst klar, wenn man sich vergegenwärtigt, wie sehr das Volumen durch einen geringen Zuwachs an der ganzen Oberfläche vermehrt wird. Stellt man sich den Körper eines Schwimmvogels, z. B. eines Schwans, als zylindrisch vor, so bildet sein Querschnitt einen Kreis von etwas 20 cm Durchmesser, also gegen 63 cm Umfang. Nimmt man an, daß der Körper beim Schwimmen bis etwa zu einem Drittel seines Durchmessers eintaucht, so würde das dem Eintauchen eines Stückes Umfang von ungefähr 24 cm entsprechen. Rechnet man, daß der Leib des Schwans auf eine Strecke von 50 cm eintaucht, so ergibt sich eine eingetauchte Oberfläche von 1200 qcm. Wenn nun das Federkleid auf dieser Oberfläche nur 2 cm dick ist, hat es ein Volumen von nicht weniger als 2400 ccm, verdrängt also nahezu 2,5 Liter Wasser!

Dies Zahlenbeispiel erläutert, woher es kommt, daß die Schwimmvögel mit dem größten Teil ihres Rumpfes über Wasser schwimmen.

Dieser Umstand bedingt, daß der Schwerpunkt ihres Körpers hoch über dem Schwerpunkt des Auftriebes liegen müßte, wenn nicht durch das Gewicht der großen Brustmuskeln der Schwerpunkt des Vogelkörpers überhaupt ziemlich nahe an der Bauchfläche gelegen wäre. Tatsächlich schlagen erkrankte Wasservögel um und kehren den Bauch nach oben, und es muß also angenommen werden, daß auch beim gesunden Tier der Schwerpunkt über dem Schwerpunkt des Auftriebes gelegen ist, so daß nur künstlich Gleichgewicht gehalten wird, ebenso wie dies für das Schwimmen der Fische gilt.

3. Dynamik des Schwimmens der Vögel.

Für die Bewegung durch das Wasser ist der Körper der Vögel im allgemeinen wenig geeignet. Zwar verdrängt er, wie oben bemerkt, wenig Wasser, es kommt aber für den Widerstand, den ein Körper im Wasser findet, viel weniger auf dessen Größe als auf die Form an. Die Form ist nun bei den Schwimmvögeln in der Regel dem Durchschneiden des Wassers nicht günstig. Die sogenannten Schwimmvögel, wie Schwan, Gans und Ente, bieten dem Wasser ihre breite Brust dar und vermögen sich kaum eine gewisse Strecke durch das Wasser fortschießen zu lassen. Sie bewegen sich vermöge ihrer Ruderfüße stets stoßweise, mit sichtlicher Anstrengung, sobald auf etwas längere Strecken eine größere Geschwindigkeit innegehalten werden soll.

Die Füße sind bei allen Schwimmvögeln durch Schwimmhäute zu verhältnismäßig sehr großen Ruderflächen gestaltet, die in sehr vollkommenem Grade zusammengelegt werden können, um möglichst ohne Wasserwiderstand zum neuen Schlage nach vorn ausholen zu können.

Die eigentlichen Schwimmer unter den Vögeln sind aber die Tauchervögel, von denen wiederum die besten Schwimmer die Füße zum Schwimmen gar nicht gebrauchen, sondern sich der Flügel bedienen.

Die Bewegung der Füße ist bei den schwimmenden Vögeln bei mäßiger Geschwindigkeit ungleichseitig, d. h. die beiden Füße machen abwechselnde Schläge. Dabei weicht der Körper bei jedem Schlage

etwas seitlich aus, so daß er eine Zickzacklinie beschreibt oder, wie es namentlich von Enten bekannt ist, hin und her wackelt.

Soll eine größere Geschwindigkeit erreicht werden, so tritt an Stelle dieser Bewegung eine gleichseitige: der Körper wird durch mächtige Stöße mit beiden Ruderfüßen gleichzeitig nach vorn geschnellt und die Bewegung besteht aus einer Reihe von Sprüngen, da der Körper sich zugleich stark aus dem Wasser hebt. Bei dieser Bewegung pflegen dann oft auch die Flügel in der Luft zu Hilfe genommen zu werden.

Die Bewegung der Flügel als Ruder bei den Tauchervögeln ist eine gleichseitige, und somit sind auch bei den Vögeln wenigstens die ersten beiden Stufen der Entwicklung von Schwimmbewegungen deutlich nachweisbar: die ungleichseitige Ruderbewegung der Beine im Gegensatz zu der gleichseitigen Bewegung der Beine oder der Flügel. Besondere Steuerbewegungen sind bei den schwimmenden Vögeln nicht ausgebildet und könnten wohl nur bei den Tauchern in Betracht kommen. Die Richtung kann jederzeit dadurch geändert werden, daß die Ruderarbeit, sei es mit Füßen, sei es mit Flügeln, einseitig verstärkt wird.

4. Das Schwimmen der einzelnen Vogelarten.

Unter sämtlichen Vogelarten sind nur zwei Ordnungen zum Schwimmen ausgebildet, nämlich Schwimmvögel und ein Teil der Sumpfvögel. Die Uebersicht über die Ordnungen des Vogelreiches gestaltet sich in dieser Hinsicht, wie folgt:

Ratitae: 1) Cursores.

Carinatae: 2) Raptatores, 3) Passeres, 4) Scansores, 5) Columbinae, 6) Gallinacei, 7) **Grallatores,** 8) **Natatores.**

a) Vögel, die nur gelegentlich ins Wasser kommen.

Allenfalls sind unter den Raubvögeln und Gangvögeln diejenigen zu erwähnen, die beim Stoßen auf ihre Beute ins Wasser hinabtauchen, wie die verschiedenen Fischadler, die Eisvögel und der Wasserstar *Cinclus*. Hier kommt in Betracht, daß eben alle Vögel durch ihre Leichtigkeit und den Schutz ihres Federkleides gegen die Gefahren des Wassers gerüstet sind. Fischadler und Eisvögel stürzen sich aus der Höhe ins Wasser, ergreifen lebende Fische mit dem Schnabel und erheben sich noch mit dem Schwunge des Sturzes wieder bis über die Oberfläche. Es handelt sich hierbei also nicht um eigentliches Schwimmen, sondern nur um eine geeignete Ausnutzung des Wasserwiderstandes. Es ist in der Betrachtung über die physikalischen Bedingungen des Schwimmens im allgemeinen gesagt worden, daß ein Körper im Wasser dadurch an der Oberfläche gehalten werden kann, daß er einen horizontalen Antrieb erhält, und daß der Wasserwiderstand durch eine geeignete Form des Körpers nach unten abgelenkt wird. Dadurch entsteht eine Gegenwirkung des Wassers nach oben, die den Körper trägt oder hebt. Für den Vogel, der von der Höhe herabstößt, ist es nur nötig, sich durch geeignetes Steuern in die wagerechte und dann in eine aufsteigende Richtung zu lenken, um durch den Schwung selbst wieder über das Wasser emporgeschnellt zu werden. Um diese Steuerung zu bewirken, bedarf es nur leichter Bewegung des Schwanzes. Ist der Schwanz etwa eines Eisvogels, der ins Wasser stößt, ausgebreitet und schräg nach oben gerichtet, so wird, sobald der Vogel unter Wasser kommt, der Widerstand des Wassers gegen die obere Schwanzfläche das hintere Ende des Körpers niederdrücken. Dadurch wird sich sofort das vordere Ende des Körpers heben und der ganze Körper aus dem Wasser hervorschnellen.

Der Wasserstar (*Cinclus*) taucht nach mündlicher Angabe von Heinroth auch längere Zeit, indem er sich am Grunde festkrallt.

b) Sumpfvögel.

Unter den Sumpfvögeln (Grallatores) sind nur zwei Familien, nämlich einige Reihervögel und Wasserhühner, die unter gewöhnlichen Bedingungen schwimmen.

Die eigentlichen Reiher, obgleich sie die als Pes colligatus bezeichnete, mit weniger ausgedehnter Schwimmhaut versehene Fußform zeigen, pflegen nur zu waten und nicht zu schwimmen. Ebenso die Störche, Ibisse und andere Reihervögel. Dagegen läßt sich die Zwergrohrdommel ins Wasser nieder.

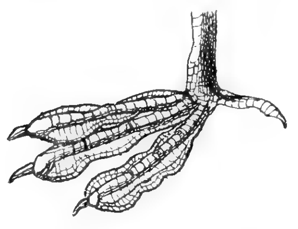


Fig. 61. Fuß des Wasserhuhns. Pes lobatus.

Die Wasserhühner (Rallidae) sind in bezug auf ihre Schwimmfähigkeit den eigentlichen Schwimmvögeln völlig gleichzustellen. Sie haben zwar keine eigentliche Schwimmhaut, sondern die Zehenhaut ist durch seitliche Anhänge verbreitert, „Pes lobatus", aber sie vermögen mit dieser Fußform genau so gut zu schwimmen, wie die mit Schwimmhaut ausgerüsteten Vögel (Fig. 61).

Bemerkenswert ist die Art, wie sie beim Auffliegen mit den Füßen auf dem Wasser laufen, während sie in der Luft mit den Flügeln schlagen. Dies scheint darauf zu deuten, daß sie selbst beim schnellsten Schwimmen nicht zur gleichseitigen Bewegung übergehen (93).

c) Schwimmvögel.

Die eigentlichen Schwimmvögel (Natatores) umfassen sehr verschiedene Formen, die zum Teil auch den Stelzvögeln (Grallatores) zugerechnet worden sind. Dies gilt vor allem von den Flamingos, die ganze Schwimmhäute haben und durch ihre langen Beine den Störchen und Reihern ähnlicher sind als den übrigen Schwimmvögeln. Vom Standpunkte der Bewegungslehre müssen sie aber unzweifelhaft zu den echten Schwimmvögeln gestellt werden, denn sie waten nicht nur, sondern gehen auch nicht selten ins tiefe Wasser und schwimmen darauf wie Enten oder Schwäne. Offenbar sind die sehr langen Beine zu dieser Art Bewegung ungeeignet, da der Antrieb nicht in der Richtung stattfinden kann, in der der Körper vorwärtsgetrieben werden soll. Wenn die Füße einen Antrieb nach vorn hervorbringen, wird vielmehr, da der Körper infolge des Wasserwiderstandes zurückbleibt, ein rückwärtsdrehendes Kräftepaar entstehen, so daß das Vorderende des Körpers aus dem Wasser gehoben, das hintere hinabgedrückt wird. Diese Wirkung wird durch die Schwere und den Auftrieb des Körpers aufgehoben, so daß ein Teil des Antriebes für die Vorwärtsbewegung übrigbleibt. Gewiß ist diese Art der Vorwärtsbewegung aber sehr wenig sparsam.

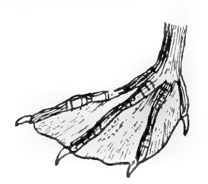


Fig. 62. Fuß des Cormorans. Pes steganus.

Die Bewegung der Enten, Schwäne, Pelikane und anderer ähnlicher Arten ist schon oben als Beispiel der Bewegung der schwimmenden Vögel überhaupt besprochen. Diese Vögel sind mit sehr großen Schwimmfüßen an kurzen Beinen ausgerüstet, die Linie des Antriebes fällt daher fast vollständig in die Richtung auf den Schwerpunkt des Körpers.

Da bei mäßiger Geschwindigkeit die Beine abwechselnd tätig sind, weicht der Körper beim Schlage des rechten Beines etwas nach links, beim Schlage des linken etwas nach rechts von der mittleren Bewegungsrichtung ab. Dies wird dadurch auf ein geringeres Maß beschränkt, daß die Füße nicht in ihrer gewöhnlichen symmetrischen Lage, sondern näher an der Medianebene geführt werden. Bei Schwänen kann man nicht selten sehen, daß sie einen Fuß überhaupt untätig lassen und mit dem anderen allein, durch Ruderschläge, die in der Medianebene oder je nach Bedarf etwas seitlich nach rechts oder links geführt werden, in beliebiger Richtung schwimmen.

Besonders zu beachten ist, daß bei eiligem Schwimmen die Schwimmvögel von der ungleichseitigen zur gleichseitigen Bewegung übergehen und in Stößen schwimmen.

Zwischen dem Schwimmen der erwähnten Arten der großen Schwimmvögel und dem Schwimmen der kleineren Arten, wie Möven und Seeschwalben, ist kein wesentlicher Unterschied.

d) Tauchervögel.

Weit besser als die auf dem Wasser schwimmenden Vögel verstehen sich die Tauchervögel auf die Bewegung im Wasser. Zu diesen müssen in bezug auf ihre Schwimmleistungen auch die Seeraben oder Kormorane (*Haliaeus carbo*) gerechnet werden. Diese stehen wegen des Baues ihrer Füße, der dem Typus „Pes steganus" angehört, und ihrer übrigen Eigenschaften im System neben Pelikan, Fregattvogel (*Tachypetes aquila*), Tölpel (*Phaëthon aethereus*) in der Familie der Steganopoden, Ruderfüßer, zusammen. Sie zeigen aber darin einen wesentlichen Unterschied, daß sie viel und lange tauchen, wobei sie sich unter Wasser der Flügel als Flossen bedienen.

In bezug auf das Schwimmen bilden daher die Colymbidae (Tauchervögel) mit den Alcidae und den Impennes eine Gruppe, die dadurch gekennzeichnet ist, daß sie die Flügel beim Schwimmen als Flossen verwendet.

Die Taucher (Colymbidae) haben zum Teil echte Schwimmfüße, zum Teil eine eigene Fußform, Pes fissipalmatus (Fig. 63), bei der jede einzelne Zehe ein eigenes Ruderblatt darstellt (Podiceps).

Im Schwimmen zeigen sich die Taucher den anderen Schwimmvögeln darin überlegen, daß sie schneller und gerader schwimmen, und vor allem, daß sie in verschiedener Lage zum Wasser zu schwimmen vermögen. Der Haubentaucher hat die erstaunliche Fähigkeit entweder wie ein Schwan oder eine Ente mit fast dem ganzen Körper über der Wasseroberfläche „auf dem Wasser" zu schwimmen oder nach Belieben mit fast ganz oder auch gänzlich untergetauchtem Rumpf, und er vermag nach GAEDKE (32) sogar, sich in völlig freiem Wasser, bis auf den Schnabel untergetaucht, ruhig zu halten. Diese Beobachtung von GAEDKE (32) ist aber anfechtbar. Im Gegenteil ist anzunehmen, daß die Tauchervögel sich nur durch geeignete Richtung ihrer Ruderschläge in der gewollten Tiefenlage halten.

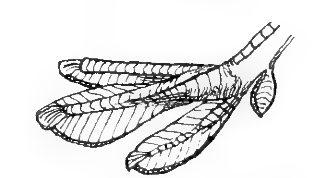


Fig. 63. Fuß des Haubentauchers. Pes fissipalmatus.

Bei den Pelikanen und Tölpeln sind Luftsäcke in großer Aus-

dehnung im ganzen Unterhautgewebe verbreitet, und die Anordnung von Hautmuskelsträngen quer über die Luftsäcke hin deutet darauf, daß diese nach Belieben entleert werden können (76, Bd. 2, p. 213).

Was die Bewegung unter dem Wasser betrifft, so müssen die Flügel offenbar ganz anders als in der Luft gebraucht werden, da der Körper im Wasser Auftrieb oder zum mindesten kein Gewicht hat.

Es wäre interessant, festzustellen, ob bei denjenigen Vögeln, die die Flügel nur als Flossen gebrauchen, wie die Pinguine, das Verhältnis der Stärke der flügelhebenden Muskeln zu dem der senkenden sich gegenüber den fliegenden Vögeln umgekehrt hat.

Die Füße werden unter Wasser nicht gebraucht, sondern passiv aneinandergelegt.

Die Geschwindigkeit, mit der sich Tauchervögel unter dem Wasser bewegen, ist sehr beträchtlich, nach Friederichs (31) kann ein laufender Mensch einen tauchenden Steißfuß nicht einholen. Die Zahlenangaben entsprechen dem allerdings kaum, denn es wird nur berichtet, daß ein Haubentaucher in 30 Sekunden 60 m unter Wasser zurücklegt.

Die Zeit, während der die Tauchervögel unter Wasser aushalten, bemißt sich nach Minuten, in diesem Punkte stehen sie also hinter den Säugetieren zurück. Friederichs gibt an, daß Haubentaucher höchstens 1 Minute tauchen, Brehm (16) gibt für die Eiderente an, daß sie 3 Minuten unter Wasser bleiben könne. Bei Brehm (16) findet sich die Angabe nach Holböll, daß Eiderenten 120 m tauchen, was vermutlich auf einem Fehler beruht, da Friederichs (31, p. 634) anführt, daß Eiderenten 12 m tief tauchen.

E. Schwimmen der Reptilien.

1. Schlangen.

Unter den Schlangen gibt es viele Arten, die ins Wasser gehen und weite Strecken durchschwimmen, und einige Arten, die Hydrophiden, sind dadurch zu Schwimmtieren umgewandelt, daß ihr Körper statt in den gewöhnlichen spitzen Schwanz in einen von beiden Seiten abgeplatteten Ruderschwanz ausläuft.

Obwohl die Bewegungen einer schwimmenden Schlange, z. B. der Ringelnatter, außerordentlich anmutig erscheinen, sind sie, als Beförderungsmittel angesehen, offenbar unzweckmäßig. Die Ringelnatter liegt beim Schwimmen mit dem ganzen Körper an der Oberfläche des Wassers und hebt Kopf und Hals in kurzer Biegung darüber empor. Dabei führt der ganze Körper wellenförmige seitliche Biegungen aus, die von vorn nach hinten ablaufen. Die Mechanik des Schlängelns ist genau dieselbe wie bei der Bewegung auf der Erde (s. oben p. 113),

Da nun der Körper der Schlange nahezu drehrund ist und nur etwas über die Hälfte ins Wasser taucht, findet die rückwärts fortschreitende Windung des Körpers nur wenig seitlichen Widerstand am Wasser, und die Schlängelungen gleiten rückwärts, ohne daß ein kräftiger Antrieb nach vorn entsteht. Tatsächlich bewegen sich denn auch die Ringelnattern in freiem Wasser so langsam, daß sie leicht zu verfolgen und zu greifen sind, ja man kann sie mit einer Stange aus dem Wasser heben, ohne daß sie zu entfliehen vermöchten.

Aus dieser Betrachtung wird klar, wie groß der Vorteil sein muß, den die eigentlichen Wasserschlangen (*Hydrophis*) von ihrem abge-

platteten Ruderschwanze haben (Fig. 64). Der Ruderschwanz drückt bei den Schlängelbewegungen mit seiner ganzen Seitenfläche nach hinten gegen das Wasser und kann den Leib mit viel größerer Kraft forttreiben als der runde spitze Schwanz der anderen Schlangen. R. OWEN (76, Bd. 1, p. 269) scheint anzunehmen, daß der Ruderschwanz von *Hydrophis* flach gelegt, d. h. mit der Kante voran nach vorn gebracht, und nur zum Schlage mit der vollen Fläche gebraucht werde. Dies würde aber der Tatsache widersprechen, die er selbst einige Zeilen vorher ganz allgemein von der Wirbelsäule der Schlangen angibt, daß nämlich ihre Gelenkverbindung keine Rotation zuläßt. Es ist sehr unwahrscheinlich, daß *Hydrophis* in dieser Beziehung eine Ausnahme bildet, und überdies ist eine solche Annahme ganz überflüssig, da, soweit mir bekannt, kein einziges Tier mit seitlich abgeplattetem Ruderschwanz die von R. OWEN angedeutete Drehbewegung nötig hat.

FR. AHLBORN weist darauf hin, daß der Schwanz der Wasserschlangen nach oben einen breiteren Flossensaum bildet als nach unten, und erklärt dies als eine zweckmäßige Einrichtung, die verhindere, daß der Schwanz nach oben über die Wasserfläche hinaus ausweiche. Denn der breitere Saum muß beim Rudern mehr nachgeben als der schmälere, und deshalb als schräge Fläche wirken, die einen Widerstand in der Richtung schräg von oben nach unten hervorruft. Die nach unten gerichtete Komponente hält dann den Schwanz stets unter der Oberfläche (1).

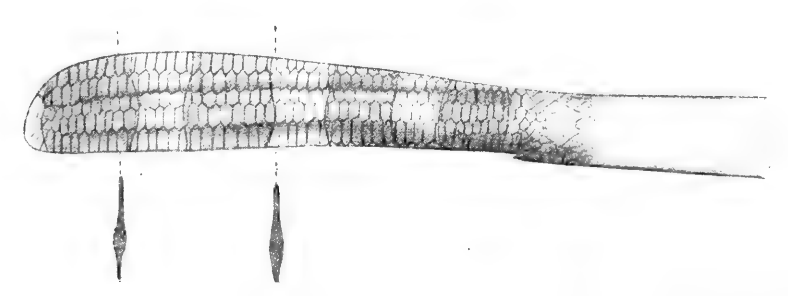


Fig. 64. Schwanz von *Hydrophis* nach AHLBORN. Die darunter gezeichneten Querschnitte zeigen, daß die Wirbelsäule mehr zentral als dorsal gelegen ist, sodaß der dorsale Flossensaum breiter ist.

2. Krokodile.

Die verschiedenen Krokodilarten sind in bezug auf ihre Bewegungsweise einander gleichzustellen. Sie vermögen außerordentlich lange unter Wasser zu bleiben und können auch ohne Bewegung auf dem Wasser treiben, indem sie Nase und Augen über der Oberfläche halten. Bei langsamer Bewegung im Wasser schwimmen sie mit ungleichseitigen Bewegungen der 4 Füße, von denen die Hinterfüße bei den echten Krokodilen mit Schwimmhäuten versehen sind. Bei schnellerem Schwimmen werden die Füße angelegt und der Körper durch seitliche Schläge des Schwanzes, der eine sagittale Ruderfläche darstellt, vorwärtsgetrieben (Fig. 65). Der Mechanismus dieser Bewegung ist derselbe wie beim Schwanzschwimmen der Fische und soll an dieser Stelle ausführlicher besprochen werden.

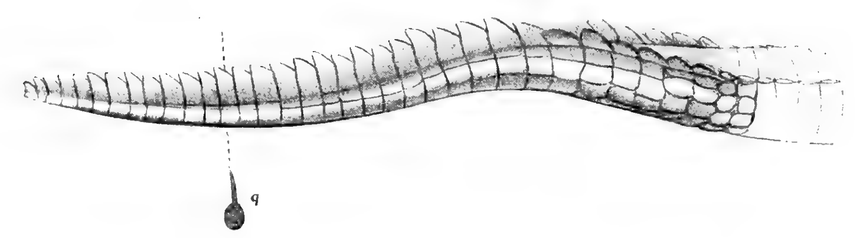


Fig. 65. Schwanz der Krokodile nach Ahlborn. *q* Querschnitt, zeigt dasselbe wie in Fig. 64.

3. Schildkröten.

Von den Schildkrötenarten leben viele ausschließlich im Wasser, und diese sind dem Zweck des Schwimmens durch verschiedene Eigenschaften angepaßt, aber doch nur in unvollkommenem Grade. Der Leib ist bei einigen Arten, insbesondere bei *Chelone mydas* und *imbricata* abgeplattet und nach den Rändern zugeschärft, so daß er verhältnismäßig leicht das Wasser durchschneiden kann, während Landschildkröten eine viel höhere Wölbung des Rückens aufweisen, der beim Schwimmen einen großen Widerstand bieten würde. Auch ist die Beweglichkeit des Halses bei den Schildkröten weniger ausgebildet als bei den Landschildkröten, und sie vermögen den Kopf nicht einzuziehen. Offenbar ist hierin eine Anpassung an die Schwimmbewegung zu sehen, denn der Körper einer Schildkröte mit vorgestrecktem Kopf, besonders wenn er, wie es bei den Seeschildkröten der Fall ist, im Verhältnis zum Körper ziemlich groß ist, wird viel leichter durchs Wasser gehen, als ein Schildkrötenleib mit eingezogenem Kopf. Beim Schwimmen muß der Kopf vorgestreckt gehalten werden, und es würde für eine Schildkröte mit langem, beweglichem Halse darin eine beträchtliche unnütze Arbeit liegen.

Ferner zeichnen sich die Seeschildkröten dadurch aus, daß die Vorderfüße zu sehr großen und freibeweglichen Ruderflossen umgebildet sind.

Die Seeschildkröten schwimmen vorwiegend mit gleichseitigen Bewegungen beider Vorderflossen, während die Hinterfüße mehr die Rolle des Steuerns übernehmen. Bei *Chelone mydas* werden die Vorderflossen beim Rudern so hoch über den Rücken emporgehoben, daß sie wie Ohren hervorragen (39).

Bei den Weichschildkröten, Trionychidae, die ebenfalls im Wasser leben, ist von diesen Anpassungserscheinungen nichts zu erkennen, obgleich sie imstande sind, sich von Fischen zu nähren. Bei ihnen sind die Vorder- und Hinterfüße gleichmäßig durch Schwimmhäute zu Ruderfüßen ausgebildet.

Die in Europa einheimische Sumpfschildkröte, *Testudo europaea*, schwimmt mit ungleichseitigen Laufbewegungen.

F. Schwimmen der Amphibien.

1. Anuren.

Unter den Amphibien sind die beiden Gruppen der Urodelen und Anuren auch in bezug auf die Mechanik des Schwimmens zu scheiden.

Von den Anuren sind vor allem einige Froscharten dem Aufenthalt im Wasser angepaßt, als deren Vertreter der grüne Wasserfrosch, *Rana esculenta*, gelten kann.

Der Wasserfrosch ist unzählige Male als Lehrmeister des Menschen im Schwimmen bezeichnet worden. In Wirklichkeit ist das Schwimmen der Frösche von dem des Menschen so verschieden, daß man höchstens sagen kann, der gleichseitige Stoß beider Beine sei beiden Bewegungen gemeinsam. Auch diese Angabe muß eingeschränkt werden, weil für den Menschen wie für den Frosch die gleichseitige Bewegung durchaus nicht unumgänglich ist. Schon die statischen Verhältnisse sind beim Frosch ganz andere als beim Menschen. Ein 75 g schwerer Frosch von 9 cm Körperlänge wiegt unter Wasser nicht ganz 4 g. Seine Lungen fassen gut 20 ccm Luft, und da der Frosch die Luft nicht einsaugt wie der Mensch, sonder gewissermaßen in die Lunge schluckt und sie dann fest abzusperren vermag, kann der Frosch durch Einschlucken von Luft sein spezifisches Gewicht von 1060 bis unter 750 heruntersetzen. Dazu kommt, daß der Frosch ein sehr viel geringeres Atembedürfnis hat, da, auf gleiches Gewicht und gleiche Zeit berechnet, der Sauerstoffbedarf des Frosches sich zu dem des Menschen etwa wie 1 : 50 verhält. Der Frosch kann also seine Lunge aufgebläht und abgesperrt halten und sich nach Belieben lange Zeit vom Wasser tragen lassen ohne, wie der Mensch, genötigt zu sein, fortwährend nach frischer Luft zu schnappen.

Noch größer ist der Unterschied in den dynamischen Verhältnissen. Der Körper des Frosches hat ziemlich regelmäßige ellipsoidische Form, ohne einspringende Winkel, insbesondere geht der Kopf ohne Aenderung des Verlaufes der Oberfläche in den Rumpf über. Dies gibt für das Durchdringen durch Wasser viel günstigere Bedingungen, als beim Körper des Menschen gegeben sind. Ferner sind die Füße mit gewaltig langen Zehen versehen, deren Länge ungefähr der des Oberschenkels gleichkommt, und zwischen denen sich eine ganze Schwimmhaut ausspannt. Die Oberfläche eines Fußes wird dadurch bei dem 9 cm langen, 75 g schweren Frosch auf über 6 qcm gebracht, wobei noch zu bemerken, daß der größte Teil dieser Fläche von der Fußspitze gebildet wird, die, an dem Fuße als an einem Stiel bewegt, ein überaus wirkungsvolles Ruder darstellt.

Ein dritter Hauptunterschied zwischen Froschschwimmen und Menschenschwimmen liegt endlich darin, daß der Frosch beim Schwimmen die Vordergliedmaßen überhaupt nicht braucht, während sie für das Schwimmen des Menschen mindestens von der gleichen Bedeutung sind wie die Beine.

Demnach stellt sich auch die Schwimmbewegung des Frosches als grundverschieden von der des Menschen dar. Man muß unterscheiden zwischen dem schnellen kraftvollen Schwimmen eines Frosches auf der Flucht oder beim Zurücklegen einer größeren Strecke in freiem Wasser und dem lässigen Umherschwimmen etwa zwischen Schilf und Wasserkraut am Ufer. Bei schnellem Schwimmen greift der Frosch mit beiden Füßen nach vorn fast bis in seine normale Sitzstellung, bei der die Knie bis an die Schultern, die Fersen bis an den Steiß und die Zehenspitzen wieder bis über die Knie hinaufreichen. Nun wird das Fußgelenk gestreckt und zugleich die gesamten Zehen gegen die Fußwurzel volarwärts gebeugt, so daß die ganze Schwimmhautfläche in transversaler Ebene ausgebreitet das Wasser faßt. Beide

Schwimmhautflächen zusammengenommen bilden dann eine Ruderfläche von über 12 qcm, die durch Strecken der Beine von dem hinteren Ende des Körpers bis zur vollen Länge von Ober- und Unterschenkel, also um 7—8 cm nach hinten gestoßen werden kann. Da der Querschnitt des Rumpfes nur etwa 10 qcm umfaßt und der Gestalt des Rumpfes nach, dem Wasser viel weniger Widerstand bietet als die Schwimmhautfläche, so gewährt diese dem Frosche eine verhältnismäßig unbewegte Basis für den Abstoß, so daß der Schwimmstoß ähnlich wie ein Sprung von festem Boden aus den Körper mit großer Geschmeidigkeit durch das Wasser schnellt. Der javanische Flugfrosch, *Rhacophorus*, springt sogar aus dem Wasser in die Luft hinaus (92). Die Beine bleiben beim Fortschießen durchs Wasser völlig gestreckt, die Zehen und Schwimmhäute legen sich aneinander, so daß der Gesamtkörper hinten in eine einzige schmale Spitze ausläuft und dem Wasser sehr geringen Widerstand bietet. Sobald die Geschwindigkeit nachläßt, werden nun die Füße zu einem neuen Abstoß nach vorn geholt, wobei die Zehen gebeugt und zusammengedrückt gehalten werden, um die Vorwärtsbewegung möglichst wenig zu hemmen. Die Vorderfüße bleiben seitlich völlig passiv nach hinten gestreckt hängen.

Beim lässigen Umherschwimmen bedient sich der Frosch mitunter auch der Vorderfüße und benutzt auch die Hinterbeine abwechselnd oder einseitig. Bemerkenswert ist, daß man nicht ganz selten Frösche findet, die ein Bein verloren haben und sich mit dem ihnen verbliebenen einen Hinterbein vortrefflich behelfen können.

Im Jugendstadium, als Kaulquappen, atmen die Frösche durch Kiemen und sind spezifisch etwas schwerer als Wasser. Sie können aber in jeder Tiefe und auch an der Oberfläche nach Belieben schwimmen, indem sie den Antrieb, dem sie sich mit dem Ruderschwanz erteilen, eine schräg nach oben gehende Richtung geben.

Die Mechanik der Schwimmbewegungen des Kaulquappenschwanzes ist dieselbe wie die des Ruderschwanzes der Fische. Es sei hier auf die Darstellung verwiesen, die Hensen (41) von der Bewegung der Spermatozoen gibt, die sich vollständig auf die Bewegung der Kaulquappen übertragen läßt. Zu bemerken ist, daß die Kaulquappen gar nicht selten lange Zeit auf dem Rücken schwimmen.

2. Urodelen.

Von den Urodelen sind einige Familien Wasserbewohner, die, vermöge ihres platten Ruderschwanzes mit schlängelnder Bewegung schwimmen. Sofern sie Extremitäten haben, rudern sie bei langsamer Bewegung auch mit Armen und Beinen; ungleichseitig. Auch die Landsalamander schwimmen sehr geschickt mit schlängelnder Bewegung ihres runden Schwanzes. Ebenso wie die Wassersalamander legen sie bei schneller Bewegung die Extremitäten an.

Pettigrew (77) schreibt dem Schwanze des Salamanders eine schraubenartige Wirkung zu, da aber seine ganze Darstellung von der Vorstellung beherrscht ist, daß allen tierischen Bewegungen, selbst dem Gehen des Menschen, Schraubenwirkungen zugrunde lägen, ist auf diese Behauptung nichts zu geben.

G. Schwimmen der Fische.

1. Schwimmen der Fische im allgemeinen.

a) Statik.

Das Schwimmen der Fische ist etwas ganz anderes als das Schwimmen der Säugetiere, insofern als die Fische als Kiemenatmer

sich dauernd unter dem Wasser aufhalten und also im Wasser, nicht auf dem Wasser schwimmen.

In bezug auf die Statik des Schwimmens der Fische ist zunächst noch einmal auf die physikalischen Bedingungen hinzuweisen: Das Wasser übt durch seine Schwere einen Druck aus, der für jeden Quadratzentimeter Fläche und jeden Zentimeter Höhe der drückenden Säule 1 g beträgt, also für 10 m Wassersäule dem Druck einer Atmosphäre, nämlich 1 kg auf den Quadratzentimeter gleichkommt. Das Wasser kann nur durch sehr hohen Druck um merkliche Größen zusammengepreßt werden, nämlich durch 20 Atmosphären um 1 Tausendstel seines Rauminhaltes, also bei 200 Atmosphären etwa um 1 Proz. In einer Tiefe von 2000 m herrscht dieser Druck und wenn ein Fisch aus dieser Tiefe an die Oberfläche gelangt, muß sich infolge der Entlastung die gesamte Flüssigkeit in seinem Körper um 1 Proz. ihres Rauminhaltes ausdehnen. Es wird angegeben, daß die Gewebe solcher Fische eine auffällige Lockerheit und Zerreißlichkeit zeigen, die wohl auf diese Umstände zurückzuführen ist.

Unter gewöhnlichen Bedingungen, d. h. überall, wo es sich nicht um ganz außerordentliche Tiefen handelt, ist dagegen das Wasser als durchaus gleich dicht, also auch gleich schwer anzusehen. Infolgedessen wird ein Körper, der sich im Wasser befindet, wenn er an der Oberfläche sinkt, auch noch in sehr großen Tiefen sinken, und umgekehrt ein Körper, der in großer Tiefe leichter ist als das Wasser, das er verdrängt, auch an der Oberfläche leichter sein.

Der Körper der Fische besteht aus Geweben, die schwerer sind als Wasser und würde daher stets auf den Grund sinken oder durch Ruderarbeit im Wasser unterstützt werden müssen, wenn nicht ein Luftraum, die Schwimmblase, in ihm enthalten wäre.

Ob die Schwimmblase ausschließlich die Bedeutung hat, den Körper des Fisches zu erleichtern und Veränderungen in seinem spezifischen Gewicht zu ermöglichen, oder ob sie ein Atmungsorgan oder Sinnesorgan (24, 96) ist, braucht hier nicht erörtert zu werden. Ebensowenig braucht an dieser Stelle auf den Zusammenhang der Schwimmblase mit dem Gehörorgan eingegangen zu werden, der bei manchen Fischen besteht. Sicher ist, daß die Mehrzahl der Fische mit einer Schwimmblase ausgestattet ist, die erhebliche Mengen Gas enthält, und daß dadurch das spezifische Gewicht der Fische in eigentümlicher Weise beeinflußt werden muß und nachweislich auch beeinflußt wird.

Für die hydrostatische Bedeutung der Schwimmblase im allgemeinen macht es keinen Unterschied, welche Gestalt sie hat und ob sie mit dem Darm durch einen Luftgang verbunden ist. Wesentlich ist dafür nur, daß sie einen mit Luft erfüllten und daher elastischen, d. h. seiner Größe nach durch Zusammendrücken veränderlichen Raum darstellt. Der gesamte Fischkörper erhält durch die Veränderlichkeit der Größe der eingeschlossenen Luftmenge eine veränderliche Größe oder, mit anderen Worten, veränderliches spezifisches Gewicht.

Demnach könnte ein Fisch sein spezifisches Gewicht willkürlich erhöhen oder vermindern, indem er durch die Muskulatur der Schwimmblase oder der Bauchwände die Luft in der Schwimmblase zusammendrückte oder sie sich ausdehnen ließe. Das spezifische Gewicht wird sich aber auch unabhängig von solcher Muskeltätigkeit ändern, sobald

der Fisch im Wasser aufsteigt oder tiefer sinkt, weil sich dabei der auf dem Körper lastende Wasserdruck ändert.

Sieht man zunächst von der Muskelwirkung ab und berücksichtigt nur die Veränderung durch den Wasserdruck, so ist der Fischkörper mit seiner Blase in hydromechanischer Beziehung genau so anzusehen, wie der als Cartesianischer oder Boylescher Taucher bekannte physikalische Apparat. Von dem Cartesianischen Taucher wird ebenso wie vom Fisch mitunter irrtümlicherweise (70) angenommen, daß er bei bestimmtem Luftinhalt mit dem umgebenden Wasser in stabilem Gleichgewicht sein könne. Eine einfache Betrachtung zeigt indessen, daß dies Gleichgewicht nur ein labiles sein kann. Gesetzt den Fall, der Fisch befinde sich 1 m unter der Oberfläche, verdränge 1 l Wasser und wöge 1 kg, so würde er für den Augenblick im Gleichgewicht sein. Sobald er aber nur im mindesten aus der angegebenen Tiefe abwiche, würde infolge der Veränderung des äußeren Wasserdruckes, der durch die Leibeswand hindurch auf die Luft in der Schwimmblase einwirkt, der Inhalt der Schwimmblase verdichtet oder verdünnt werden und der Fisch würde sinken oder steigen. Je weiter er sänke, desto mehr würde die Luft zusammengedrückt, je höher er stiege, desto mehr würde sie sich ausdehnen. Der Fischkörper kann also bei gegebenem Inhalt der Schwimmblase nur in einer ganz bestimmten Tiefe mit dem umgebenden Wasser im Gleichgewicht sein (10, 54), und neigt bei der geringsten Abweichung nach oben oder unten dazu, mit beschleunigter Geschwindigkeit zu steigen oder zu sinken. Er kann sich in dem labilen Gleichgewichtszustand nur durch fortwährende Regulierung halten. Je weiter er gesunken ist, um so größer ist seine spezifische Schwere und um so stärker die Anstrengung, sich in gleicher Tiefe zu halten oder gar wieder zu der Höhe emporzukommen, in der das labile Gleichgewicht besteht. Je höher er gestiegen ist, um so geringer wird sein spezifisches Gewicht und um so größer ist die Arbeit, deren er bedarf, sich auf gleicher Höhe zu halten oder ins labile Gleichgewicht zurückzukehren. Bei kleinen Abweichungen aus der Lage labilen Gleichgewichtes bedarf es dagegen nur geringer Arbeitsleistung, um die Neigung zum Steigen oder Sinken aufzuheben. Daher bezeichnet Moreau (67) die Tiefe, in der das labile Gleichgewicht besteht, als „plan du moindre effort“.

Es ist früher angenommen worden, daß der Fisch die Größe der Schwimmblase durch Kontraktion der Blasenwände zu regulieren vermöge. Moreau (67) hat aber gezeigt, daß dies nicht der Fall ist, sondern daß die Größe der Schwimmblase durchaus vom äußeren Druck abhängig ist. Ein Fisch, den Moreau durch eine künstliche Vorrichtung an jeder Ruderbewegung gehindert hatte und an der Oberfläche nahezu im Gleichgewicht mit dem Wasser schwimmen ließ, hätte, sobald er seine Schwimmblase komprimierte, untersinken müssen. Tatsächlich hat Moreau beobachtet, daß der Fisch sank, sobald durch künstliche elektrische Reizung die Bauchwände dazu gebracht wurden, sich zusammenzuziehen, so daß sie die Schwimmblase zusammendrückten. Spontanes Untersinken, das auf willkürliche Tätigkeit des Fisches hätte schließen lassen, hat aber Moreau nicht gesehen.

Ferner setzte Moreau Fische in ein Wassergefäß, das oben dicht geschlossen und mit einem Steigrohr versehen war, in dem das Wasser bis zu einer bestimmten Marke stand. Wenn der Fisch den

Luftraum der Schwimmblase nur um ein wenig verengte oder erweiterte, mußte sich die Volumänderung, da das Wasser sonst nicht ausweichen konnte, an einer Aenderung des Standes im Steigrohr zu erkennen geben. Schwamm nun der Fisch nach oben, so daß die Schwimmblase vom Wasserdruck entlastet wurde, so stieg alsbald der Wasserstand im Steigrohr, zum Beweis, daß sich die Schwimmblase ausdehnte. Umgekehrt sank der Wasserstand, sobald der Fisch auf den Boden des Gefäßes hinabstieg. Dieser Versuch beweist, daß der Fisch beim Auf- und Absteigen nicht willkürlich sein spezifisches Gewicht ändert, sondern daß sich die in der Schwimmblase enthaltene Luft einfach nach dem Einflusse des äußeren Druckes richtet. Zwar erhebt JAEGER (44) den Einwand, daß die genaue Abhängigkeit nicht bewiesen sei, aber, wie BAGLIONI (6) treffend bemerkt, genügt die von MOREAU festgestellte Tatsache, daß das Volumen des Fisches sich nicht vor, sondern erst mit dem Steigen oder Sinken ändert, um zu beweisen, daß das Steigen oder Sinken nicht durch aktive Kompression oder Dilatation der Schwimmblase hervorgerufen ist. Dagegen hat BAGLIONI (6) nachgewiesen, daß eine Regulierung des spezifischen Gewichtes mit Hilfe der Schwimmblase tatsächlich stattfindet, aber nur in größeren Zeiträumen durch Sekretion oder Resorption von Schwimmblasengas. Wenn z. B. ein Fisch durch ein an ihm befestigtes Bleigewicht spezifisch schwerer gemacht wird, so gleicht sich dies im Laufe einiger Stunden oder Tage dadurch aus, daß er mehr Luft in seine Schwimmblase sezerniert. Nimmt man nun plötzlich das Gewicht ab, so ist der Fisch spezifisch leichter als Wasser und müßte aufsteigen. Statt dessen tritt aber, wie BAGLIONI weiter zeigt, reflektorisch Abwärtsschwimmen ein. Ebenso, gibt BAGLIONI (6) an, schwimmt der Fisch reflektorisch aufwärts, wenn durch Befestigen eines Korkes am Fischkörper die entgegengesetzte Regulierung, nämlich Resorption von Schwimmblasenluft herbeigeführt worden ist, so daß der Fisch nach Entfernung des Korkes spezifisch schwerer ist als das Wasser. Die Erörterung dieser Bewegungen, die auf sensible Funktionen der Schwimmblase hinweisen, gehört nicht hierher, da der vorliegende Abschnitt es nur mit der hydrostatischen Funktion der Schwimmblase zu tun hat. Für diese ist der in den erwähnten Versuchen liegende Nachweis wichtig, daß der Fisch nicht durch Kompression des Gases sein Gewicht reguliert. In dieser Beziehung stehen die Versuche im Gegensatz zu denen von HARTING (38), der gefunden hatte, daß der Rauminhalt der Schwimmblase bei Verminderung des Wasserdruckes um $^1/_{12}$ weniger zunahm, als die Abnahme bei entsprechender Vermehrung des Wasserdruckes betrug.

Selbstverständlich hat die Füllung der Schwimmblase auf das statische Gleichgewicht des Fisches, das seine Stellung im Wasser bestimmt, Einfluß. Nach OWEN (76, Bd. 1, p. 491) hat GÜNTHER mündlich angegeben, daß alle Fische mit kurzem, tiefem Leib und stark entwickelten vorderen Rippenbogen eine durch Anhänge hinten verlängerte Schwimmblase haben. Man hat früher angenommen, daß namentlich bei den Fischen, bei denen die Schwimmblase in eine vordere und hintere Kammer geteilt ist, durch aktive Kontraktion einer der Kammern der Fisch seine wagerechte Stellung im Wasser in eine geneigte verwandeln könne. Die Versuche von MOREAU und BAGLIONI lassen hiervon nichts erkennen (67, 6). Dagegen lehren Versuche der genannten Beobachter, ferner auch von JOH. MÜLLER

(68) und G. Traube-Mengarini (62), daß nach Entleerung eines Teiles der Schwimmblase der Fisch eine schräge Stellung annimmt.

Es scheint demnach, daß die Schwimmblase nur die Rolle eines passiven Gasbehälters spielt, dessen Inhalt nur durch Resorption und Sekretion verändert wird.

In dieser Eigenschaft als passiver Luftbehälter hat die Schwimmblase offenbar wesentlichen Einfluß auf die Stabilität des Fischkörpers in bezug auf Drehung um die Längsachse.

Wenn der Schwerpunkt des Körpers unter dem des verdrängten Wassers liegt, den man auch als „Schwerpunkt des Auftriebes" bezeichnen kann, dann hat der Körper eine stabile Gleichgewichtslage im Wasser inne, in die er, wenn er in eine andere Stellung gebracht worden ist, wieder zurückkehrt.

Nun liegt der Schwerpunkt der meisten Fische, wegen der Schwere der Wirbelsäule und der Rückenmuskulatur, näher am Rücken als am Bauch. Der Schwerpunkt des Auftriebes dagegen liegt, da der Fisch eine ziemlich regelmäßige Form hat, etwa in der Mitte des Querschnittes oder nur sehr wenig über ihr. Folglich liegt bei den meisten Fischen bei ihrer gewöhnlichen Stellung im Wasser, mit dem Rücken nach oben, der Schwerpunkt des Körpers über dem Schwerpunkt des Auftriebes, und der Fisch befindet sich in einer labilen Gleichgewichtslage, aus der er jeden Augenblick in die stabile Gleichgewichtslage mit tiefliegendem Schwerpunkt hinüberzukippen strebt. Um die gewöhnliche Lage mit dem Rücken oben und dem Bauch unten innezuhalten, muß also der Fisch fortwährend durch Flossenschläge das Gleichgewicht wiederherstellen. Ein toter Fisch kehrt bekanntlich auch sogleich „das Weiße über sich".

Ueber diese Verhältnisse macht B. Owen (76) Angaben, in die sich eine Verwechslung eingeschlichen haben muß, denn er sagt erst, daß die Schwimmblase sich dem Empordrehen des Bauches widersetze, und fügt in demselben Satze hinzu, daß sie eine fortwährende Rudertätigkeit bedinge, um das Umschlagen in die Rückenlage zu verhüten. Bei Günther (35) findet sich die Angabe, daß ein Fisch, der aller Flossen beraubt ist, sich wie ein toter Fisch mit dem Bauch nach oben kehrt. Günther (35) behandelt auch die Frage, ob das Vorhandensein der Schwimmblase und die Verschiedenheiten in ihrer Form mit der Bewegungsweise der verschiedenen Fischarten in Beziehung gebracht werden können, und kommt zu dem Ergebnis, daß die Unterschiede in dieser Beziehung vollkommen regellos seien.

b) Dynamik.

Bei der dynamischen Betrachtung ist vor allem die Form des Fischkörpers zu beachten. Die meisten Fische haben eine langgestreckte Gestalt, die vorn und hinten spitz zuläuft, und zwar mit leichtgewölbten Flächen. Diese Form ist zur Durchschneidung des Wassers vortrefflich geeignet, sie ist dieselbe, die Schiffskörpern gegeben wird, bei denen es auf Schnelligkeit ankommt.

Diese Bemerkung gilt zwar in sehr weitem Umfang, aber es gibt auch Fischarten, deren Körper ganz andere Gestalten haben, und die durchaus nicht für leichte oder schnelle Bewegung im Wasser gebaut sind. Von diesen Einzelfällen mag indessen hier abgesehen, und nur die Dynamik des typischen Fischkörpers, wie etwa der der Karpfen, besprochen werden.

Betrachtet man die Form eines solchen Fischkörpers in seiner natürlichen Lage zunächst mit Rücksicht auf die seitliche Zerteilung des Wassers, so ergibt sich, daß die größte Breite vor der Mitte des Körpers gelegen ist. Das Kopfende erscheint als ein stumpfer, kurzer Keil, das Schwanzende als ein viel länger ausgezogener, schmaler Keil. Bei den allermeisten Schiffen wird dagegen die größte Breite hinter die Mitte gelegt, und es dürfte auch bei oberflächlicher Betrachtung von vornherein zweckmäßiger scheinen, den vorderen Keil, der das Wasser zerteilen soll, möglichst lang und spitz zu gestalten. Da es aber erfahrungsgemäß für die leichte Beweglichkeit eines Körpers im Wasser sehr viel ausmacht, daß er hinten nicht plötzlich abgestumpft, sondern allmählich in einer Spitze auslaufend endige, so kann man über diesen Punkt im Zweifel sein. Norwegische Lotsenboote und die Torpedos der Kriegsmarine haben die größte Breite vor der Mitte. Selbst wenn aber die zweckmäßigste Form vom rein dynamischen Standpunkt eine solche wäre, bei der die größte Breite hinter der Mitte liegt, wäre sehr gut anzunehmen, daß der Fischkörper aus anderen phylogenetischen Gründen diesen Grad der Anpassung nicht hätte erreichen können. Insbesondere wäre an die Entwicklung des Schultergürtels zu denken, der eine gewisse Breite des Körpers an dieser Stelle bedingt. Aehnlich steht es um die Form des Kopfes, der vom rein dynamischen Standpunkte offenbar die zweckmäßigste Gestalt hätte, wenn er vorn eine ganz scharfe Schneide darstellte. Die Entwicklung des Schädels, die Breitenausdehnung der Maulöffnung machen diesen Grad der Anpassung an die Forderungen der Beweglichkeit unmöglich.

Für die bloße Beweglichkeit im Wasser wäre ferner offenbar die beste Form des Körperquerschnittes die Kreisform. Ein nach rein dynamischen Gesichtspunkten zur Zerteilung des Wassers gebauter Körper, wie etwa ein Torpedo, erhält kreisförmigen Querschnitt. Demgegenüber hat der Fischkörper im allgemeinen nicht kreisförmigen, sondern lanzettförmigen Querschnitt, er ist viel tiefer als breit und läuft oben und unten in Kanten aus.

Milne-Edwards (66) macht hierüber eine Bemerkung, aus der hervorgeht, daß diese Form ihm für die Wendungen und das Auf- und Absteigen der Fische besonders geeignet erschien. Ich möchte dieser Auffassung nicht beistimmen, sondern darauf hinweisen, daß die größere Tiefe des Fischkörpers einen größeren Widerstand gegen Ablenkung des Körpers aus seiner Richtung erzeugt, gerade so wie ein Kiel oder ein Schwert ein Boot vor seitlichen Abweichungen bewahrt. Die Ruderbewegungen des Schwanzes bringen aber Antriebe zu seitlichem Ausweichen hervor, so daß sich wohl behaupten läßt, daß der Fisch eines gewissen seitlichen Widerstandes bedarf.

Für die Bewegung des Fisches im Wasser, also für das eigentliche Schwimmen, gilt der am Beginn dieses Abschnittes angeführte Satz über die Schwimmbewegungen. In erster Linie ist zu betonen, daß für jede irgend wesentliche Ortsbewegung als treibendes Organ die Schwanzflosse dient, während Brust-, Rücken- und Bauchflossen nur bei ganz langsamer Bewegung oder zur genaueren Einstellung des Körpers in eine bestimmte Lage gebraucht werden.

Dies wird von den meisten Schriftstellern gebührend hervorgehoben und trifft unzweifelhaft zu, obgleich H. v. Meyer (63, p. 81) dem Schwanz nur eine „gelegentliche“ Leistung „als Archimedische

Schraube“ zuerkennen will und im Gegenteil den Schultergürtel als das hauptsächlichste Bewegungsorgan der Fische bezeichnet. Diese Ansicht, die vereinzelt dasteht, beruht offenbar auf Verkennung der tatsächlichen Verhältnisse.

Der Schwanz ist also das wesentlichste Bewegungsorgan der Fische. Er stellt eine bei der ruhigen Lage des Fisches senkrechte, nach hinten gerichtete Ruderfläche dar, die im allgemeinen durch die Flossenstrahlen mit der sie überziehenden Haut gebildet wird und durch Seitenmuskeln bewegt werden kann. Hierbei ist noch zu beachten, daß die Flossenstrahlen bis zu einem gewissen Grade einzeln bewegt werden können, so daß die Flosse in sich Wellenbewegungen ausführen kann. Die Gestalt der Schwanzflossen ist im einzelnen sehr verschieden; im großen und ganzen pflegen sie die Form eines Dreiecks zu bilden, dessen Spitze die Schwanzwurzel, dessen Basis der hintere Rand der Flosse ausmacht.

Die Bewegung des Schwanzes beim Schwimmen besteht im wesentlichen, wie schon Borelli (15) richtig angegeben hat, darin, daß er abwechselnd nach beiden Seiten ausschlägt.

Schon Borelli hat eine Erklärung dafür gegeben, daß dieses einfache Hin- und Herwackeln des Schwanzes den Fischkörper vorwärts treiben müsse, und diese Erklärung findet sich in späteren Werken, z. B. bei R. Owen (76), einfach aufgenommen.

Nach Borelli (15) wird der Schwanz zuerst nach einer Seite bewegt, wobei der Körper, da die Schwanzflosse im Wasser Widerstand findet, ein wenig rückwärts rücken muß. Dann wird der Schwanz nach der entgegengesetzten Seite hinübergeschlagen, wobei er den Körper vorwärts treibt, und nun wieder in die vorhergegangene Stellung zurückgeführt, wobei er abermals den Körper vorwärts treibt und so fort. Hierbei ist nicht klar, warum, wenn der Körper beim ersten Seitwärtsbiegen des Schwanzes rückwärts weicht, er nicht wieder rückwärts weicht, sobald der Schwanz die Mittellage überschreitet und nach der anderen Seite ausbiegt. Beschränkt man sich auf eine geometrische Konstruktion der Richtung und Größe der Widerstände, die eine ebene Ruderfläche bei solcher periodischen Winkelbewegung findet, so kommt eine vollkommene Symmetrie der rückwärts und vorwärts wirkenden Kräfte heraus. Nichtsdestoweniger ist die Darstellung richtig und die Tatsache unbestritten, daß durch einfache gleichförmige Winkelbewegungen einer um eine senkrechte Achse drehbaren Ruderfläche ein Antrieb in einer Richtung entsteht. Dies erklärt sich daraus, daß selbst bei völlig gleichmäßiger Bewegung der Ruderfläche deren treibende Wirkung nicht gleichmäßig ist. Wird die Schwanzfläche zuerst nach der einen Seite bewegt, so findet sie allerdings einen Widerstand, der den Körper etwas zurückziehen wird. Wird aber nun die Schwanzfläche nach der entgegengesetzten Seite hinübergeschlagen, so wird bei dieser Bewegung der Widerstand im ersten Augenblick bei weitem am größten sein. In dem Maße, in dem die Bewegung fortschreitet, wird sich eine Strömung im Wasser herstellen, die um den hinteren Rand des Schwanzes herum nach vorn geht. Das Wasser weicht vor der Flosse aus, und fließt um den Rand wieder hinter ihr her. Indem sich diese Bewegung des Wassers herstellt, vermindert sich der Widerstand gegen die Bewegung der Flosse, und mithin auch die treibende Wirkung auf den Fischkörper. Daher wird die Fortsetzung des Schlages über die Mittel-

linie hinaus nicht mehr eine so starke rückwärts wirkende Kraft auf den Fischkörper ausüben, wie die allererste Seitenbiegung. Wird nun plötzlich die Bewegungsrichtung umgekehrt, und der Schwanz wieder in die erste Stellung zurückgeführt, so findet er wiederum nur im ersten Augenblick wirksamen Widerstand im Wasser und schiebt den Körper ein Stück nach vorn. Sogleich stellt sich aber die beschriebene Strömung im Wasser her, und der zweite Teil der Bewegung ist daher nahezu ohne Wirkung auf die Bewegung des Fisches.

Diese Erörterung zeigt, daß, selbst wenn man die Bewegung des Fischschwanzes als die einer starren ebenen Fläche auffaßt, die um eine senkrechte Achse in der Gegend der Schwanzwurzel mit gleichmäßiger Geschwindigkeit hin und her schwingt, diese Bewegung den Fischkörper nach vorn treiben muß. Daß dies tatsächlich der Fall ist, ist auch an Modellen, wie eines unlängst als Kinderspielzeug käuflich war, und aus der Erfahrung zu entnehmen, daß man ein Boot durch gleichmäßiges Hinundherwenden des Steuerruders vorwärtstreiben kann. Roth (84) ist über diesen Punkt im Irrtum.

Wie man sieht, entsteht die vorwärts treibende Wirkung dadurch, daß die Schwanzfläche beim Beginn jedes Schlages nicht rein seitlich, sondern etwas nach hinten rückt. Der Körper rückt daher wohl mit jedem Schwanzschlage vor, er weicht aber zugleich nach der Seite ab. Dadurch wird die Bahn, die der Körper beschreibt, zu einer Schlangenlinie, was man auch tatsächlich am schwimmenden Fisch erkennt.

Für die genauere Bestimmung der treibenden Kraft kommt nicht die Bewegung in Rechnung, die ein Punkt der Schwanzfläche in bezug auf den ruhenden Körper ausführt, sondern diejenige Bahn, die der Punkt inbezug auf das umgebende Wasser ausführt, wobei in Betracht zu ziehen ist, daß der Körper mit der Schwanzfläche sich im Wasser in Bewegung setzt. R. Owen (76) gibt an, da jeder Punkt der Schwanzfläche um die ruhend gedachte Schwanzwurzel eine Kreislinie beschreibe, bewege er sich, wenn die Schwanzwurzel mit dem Körper vorwärts bewegt werde, auf einer Ellipse. Dies ist nur annähernd richtig, denn bei gleichförmiger Bewegung des Tierkörpers würde die Bahn eines Punktes der winklig bewegten Schwanzflosse eine Zykloïde sein. Will man sich aber überhaupt auf eine so genaue Erörterung einlassen, so darf weder die Geschwindigkeit des Fischkörpers als gleichförmig, noch die Bewegung des Schwanzes als eine gleichmäßige Winkelbewegung angesehen werden.

Die vereinfachenden Annahmen, die im vorstehenden gemacht worden sind, treffen in Wirklichkeit durchaus nicht zu, sondern die tatsächlichen Bedingungen sind für die Arbeitsleistung des Fischschwanzes viel günstiger. Es ist nämlich durchaus kein Grund anzunehmen, daß die Bewegung des Fischschwanzes eine gleichförmige sei, vielmehr ist kein Zweifel, daß der Fisch, gerade so wie der schwimmende Mensch beim Ausstoßen mit den Beinen, gerade in der Lage, wo der Erfolg am günstigsten ist, einen kurzen schnellen Schlag ausführt und die übrige Bewegung ganz langsam vollzieht. Da für jegliche Bewegung im Wasser der allgemeine Satz gilt, daß der Widerstand mit dem Quadrat der Geschwindigkeit wächst, wird dann eben der Widerstand gerade in dem günstigsten Teile des Schlages sehr hoch sein und einen kraftvollen Abstoß gewähren, während die übrige

Bewegung sich infolge ihrer Langsamkeit nahezu widerstandslos vollzieht.

Zweitens ist im vorstehenden die Schwanzfläche als eine starre ebene Fläche betrachtet worden, die um eine Achse drehbar ist, während die wirklichen Fischschwänze aus elastisch biegsamen Flossen bestehen, die an dem Schwanze als an einem Stiele beweglich sind[1]). Dadurch wird die Lage der Flosse, besonders ihrer hintersten, breitesten Teile gegen das Wasser sich für die vorwärts treibende Wirkung viel günstiger gestalten. Die Flosse wird in einem guten Teile ihres Schlages geradezu von vorn nach hinten wirken können, während nach dem zuerst erörterten Schema immer nur eine schräg nach hinten gerichtete Wirkung möglich war. Die Durchbiegung des Schwanzes und der Flosse hebt auch schon Pettigrew (77) hervor, da er beobachtet hatte, daß die Flosse in ihren seitlichen Lagen gekrümmt sei. Er kam zu der Ansicht, der Schlag werde mit der konkaven Krümmung voran ausgeführt. Dieser Ansicht widerspricht Strasser (95), indem er deutlich macht, daß der Bau der Flosse eine solche Bewegungsform ausschließt. Vielmehr müsse alsbald nach dem Beginn des Schlages die Biegung sich umkehren und die Flosse mit konvexer Krümmung seitlich gegen das Wasser schlagen. Es leuchtet ein, daß dabei gerade der hinterste breiteste Teil der Flosse seine sehr günstige Stellung hat, um einen Antrieb nach vorn zu geben. Strasser erörtert ferner sehr ausführlich die Mechanik der Krümmungsbewegungen und bemerkt dazu: „Ich bin überzeugt, daß der eigentümlich unregelmäßige Verlauf der Septa und Muskelplatten eine ganz bestimmte Beziehung zur Funktion der Muskulatur hat. Ist einmal das allgemeine Prinzip des Muskelspiels bei der Hauptbewegung der Fische erkannt, so wird es auch gelingen, die Anpassungsverhältnisse der Muskelanordnung an diese Hauptfunktion klarzustellen."

Bedenkt man die blitzähnliche Geschwindigkeit, mit der ein erschreckter Fisch durch das Wasser schießt, so muß die Geschwindigkeit, mit der die Schwanzflosse bewegt wird, außerordentlich erscheinen, denn es ist klar, daß die Bewegung der Flosse gegen das Wasser nur die Differenz ist zwischen der Geschwindigkeit, mit der sich der ganze Fisch bewegt, und der, mit der sich die Flosse relativ zum Fisch bewegt.

Endlich ist zu beachten, daß, wie oben bemerkt, die Strahlen der Schwanzflosse einzeln bewegt werden können. Wenn beispielsweise allein die untersten Strahlen der Flosse nach rechts bewegt werden, erhält die untere Hälfte der Flosse eine schräge Stellung, und wenn sie zurückbewegt wird, wird sie den Körper nicht nur vorwärts und seitwärts, sondern auch schräg nach oben treiben. Wenn nun gleichzeitig der obere Rand der Flosse die entgegengesetzten Bewegungen ausführt wie die untere, so werden die seitwärts und nach oben und unten gerichteten Antriebe einander zu einem vorwärts gerichteten Antrieb ergänzen, der zu den durch beide Teile erzeugten Antrieben nach vorn hinzukommt. Dabei fallen also die seitlichen Ablenkungen des Fischkörpers fort.

Dies ist die Bewegungsform, die H. v. Meyer (63) als schraubenförmige Bewegung bezeichnet. Sie kann tatsächlich mit der Bewegung einer Schiffsschraube verglichen werden, insofern der obere Teil der

1) Auf diesen Punkt legte schon Johannes Müller (68) Gewicht.

Schwanzflosse sich nach rechts, während der untere sich nach links bewegt oder umgekehrt, ebenso wie bei der sich drehenden Schraube, bei der die Richtung der Bewegung im oberen Teile des Umlaufs der im unteren entgegengesetzt ist. Ferner ist auch die Wirkungsweise der schief gestellten Flossenhälften der der Schraubenflügel vollkommen ähnlich. Ein sehr wesentlicher Unterschied besteht aber darin, daß die Bewegung der Schraube fortdauernd in der gleichen Richtung weitergeht, während die Bewegung der schraubenartig wirkenden Flossen periodisch hin und her geht. Die Tätigkeit der Flossen ist daher nur während jedes einzelnen Schlages einem kleinen Stück des Umlaufes einer Schraube zu vergleichen, in der nächsten Periode, während die Flügel zurückschlagen, einem kleinen Stück des Umlaufes einer entgegengesetzt laufenden Schraube mit gleichfalls entgegengesetzter Flügelstellung. Mithin ist das wesentlichste Merkmal einer „schraubenförmigen Bewegung" im allgemeinen, nämlich die fortdauernde Wirksamkeit, bei der Bewegung des Fischschwanzes nicht anzutreffen. Auch bei der „schraubenähnlichen" Bewegung handelt es sich um einzelne Schläge in abwechselnd entgegengesetzter Richtung. Wie oben (p. 68) auseinandergesetzt, ist eine eigentliche Schraubenbewegung mit ununterbrochener Drehung der ganzen Organisation der lebenden Wesen nach so gut wie ausgeschlossen. Uebrigens hat, wie besonders LILIENTHAL (55) betont, der periodische Antrieb durch einzelne Schläge vor dem fortwährend wirkenden Antrieb einer Schraube den Vorzug, daß die Schläge jedesmal auf ruhendes oder gar infolge des vorhergehenden Schlages entgegenströmendes Wasser treffen, während die Schraube die gesamte Wassermasse ihrer Umgebung in fortdauernde Bewegung versetzt und, um in dem bewegten Wasser denselben Antrieb zu geben, schneller laufen muß, wobei die Verluste durch Reibung usw. größer werden.

Es scheint, als müßte die „schraubenähnliche" Bewegung der Schwanzflosse für den Fisch sehr vorteilhaft sein, weil dabei, wie oben auseinandergesetzt, die seitlichen Wirkungen der Schläge einander aufheben, und eine reine Vorwärtswirkung entsteht. Dem steht aber entgegen, daß die schraubenähnliche Bewegung nur durch die Bewegung der einzelnen Strahlen hervorgerufen werden kann, für die nur eine verhältnismäßig geringe Muskelkraft zur Verfügung steht. Deshalb wird diese Bewegungsform nur bei langsamem Schwimmen angewendet und, sobald eine größere Geschwindigkeit erreicht werden soll, durch Ruderschläge des ganzen Schwanzes ersetzt, bei denen die Seitenmuskulatur des ganzes Körpers tätig ist.

Eine besondere Form der Flossenbewegung ist die der Flossensäume, die nur gewissen Fischarten zukommt und bei diesen erörtert werden wird.

Bei äußerster Anforderung, wie sie z. B. beim Emporspringen aus dem Wasser vorkommt, wirkt überhaupt ein großer Teil der gesamten Seitenfläche des Körpers, indem sich der ganze Fisch zum Kreisbogen krümmt und kräftig gerade schnellt.

Die verschiedenen Formen der Schwanzflosse sollen bei der Besprechung der einzelnen Fischarten erörtert werden. Sie haben für die phylogenetische und systematische Betrachtung der Fische Bedeutung, und man hat die Hauptformen durch die Wörter: „homocerk" und „heterocerk" bezeichnet. Diese beziehen sich auf die Richtung, in der die Wirbelsäule in die Schwanzflosse übergeht. Bei vielen Fischen, so bei dem fossilen *Coccosteus*, bei den Stören, Haifischen

u. a. m. setzt sich die Wirbelsäule emporgekrümmt längs des obersten Randes der Schwanzflosse fort, so daß die eigentliche Flossenfläche unsymmetrisch geformt ist und größtenteils ventral von der Wirbelsäule liegt. Dies ist Heterocerkie. Bei den meisten Fischen dagegen endet die Wirbelsäule geradlinig in der Mitte der Schwanzwurzel, und die Flosse setzt sich als symmetrische Verbreitung nach oben und unten an. Dies ist Homocerkie. Es gibt nun auch asymmetrische Schwanzformen, bei denen der Anschein von Heterocerkie durch unsymmetrische Ausbreitung der Flossenstrahlen entsteht, und umgekehrt symmetrische Schwanzformen, bei denen die Wirbelsäule nicht symmetrisch liegt. Diese werden als heterocerkoïd und homocerkoïd bezeichnet.

Die Abarten der Schwanzform stehen zur Bewegungsweise der Fische unzweifelhaft in Beziehung, doch ist der mechanische Zusammenhang nicht so einfach, daß er in allen Fällen unmittelbar angegeben werden könnte. Die Deduktion, die Owen über die Wirksamkeit der halbmondförmigen oder schwalbenschwanzartigen Gestalt der Schwanzflosse gibt, ist verfehlt, weil sie darauf abzielt, eine größere Kraftwirkung der Muskeln, nicht eine größere Druckwirkung der Flosse gegen das Wasser zu erklären.

Der Hauptpunkt in der mechanischen Deutung der Heterocerkie ist von F. E. Schulze mit Bezug auf den Schwanz des Ichthyosaurus hervorgehoben worden (90). Beim heterocerken Schwanz ist einer der Ränder, meistens der obere, stärker und steifer als der andere, die Flosse wird also beim Schlage im ganzen mit ihrer Fläche mehr nachgeben, als mit dem betreffenden Rande. Die am oberen Rande verstärkte Flosse wird also wie eine schräge Fläche wirken, die nach seitwärts und unten auf das Wasser drückt und dadurch das hintere Ende des Fisches emportreibt. Dadurch wird der Fischkörper in eine schräg nach unten gerichtete Stellung gebracht und abwärts getrieben werden. Diese Wirkung kann nach F. E. Schulze durch die Stellung der Brustflossen ausgeglichen werden, die dazu als nach oben steuernde Flächen wirken müssen, und mithin bei den Fischen mit heterocerker Schwanzform eine besondere Bedeutung haben.

Fr. Ahlborn (1) scheidet die heterocerken oder heterocerkoïden Schwanzformen in solche, die den hinteren Teil des Körpers emporzutreiben geeignet sind, epibatische, und solche, die ihn hinabzutreiben geeignet sind, hypobatische. Letzteres ist bei weitem der seltenere Fall. Die mechanische Bedeutung ist nach Ahlborn darin zu sehen, daß die betreffenden Fische sich bequem an der oberen oder unteren Grenze des Wassers halten können, ohne Gefahr zu laufen, daß der Schwanz sei es in die Luft oder gegen den Grund schlägt.

Die Brustflossen und Bauchflossen der Fische verhalten sich bei der schnellsten Bewegung passiv und bleiben an den Körper angelegt. Bei langsamerer Bewegung, insbesondere bei der Erhaltung des Gleichgewichtes bei ruhigem Stehen der Fische werden dagegen hauptsächlich diese Flossen benutzt. Die hierbei vorkommenden Bewegungen sind äußerst mannigfach, so daß sich kaum allgemeine Angaben darüber machen lassen (76, p. 252).

Werden einem Fisch die Brustflossen abgeschnitten, so sinkt das Kopfende tiefer. Schneidet man nur eine Brustflosse ab, so neigt sich der Körper nach der verletzten Seite. Entfernung der Bauch-

flossen stört die Erhaltung des Gleichgewichtes. Abschneiden des Schwanzes hemmt die Ortsbewegung (76, p. 259; 35).

Die Rückenflossen dienen der Ortsbewegung, insofern sie den Körper des Fisches in der geraden Richtung halten. Wird die Rückenflosse entfernt, so fährt der Fisch im Zickzack. In vielen einzelnen Fällen, in denen die Rückenflosse bedeutend verlängert ist und den Körper gleichsam umsäumt, kann sie auch allein die Ortsbewegung des Körpers bestreiten.

Ueber die Arbeitsleistung der Fische beim Schwimmen liegen nur wenige Untersuchungen vor. Pütter (80) hat gemeinsam mit Prantl eine Messung versucht, bei der jedoch der Widerstand sich so gering erwies, daß eine genaue Bestimmung nicht möglich war. Eine Forelle von 21,5 cm Länge bot bei einer Geschwindigkeit von 0,35 m höchstens 0,1 g Widerstand.

Regnard (83) hat Vorrichtungen hergestellt, um sowohl die Triebkraft, die ein Fisch entwickelt, als auch seine Schwimmgeschwindigkeit zu messen. Ein 90 g schwerer Karpfen übte eine Zugkraft von 25 g aus, im Maximum 170 g. Wenn der Fisch 10mal seine eigene Länge in der Sekunde schwamm, ermüdete er bald. Alle Flossen außer der Schwanzflosse konnten abgeschnitten werden, ohne daß die Triebkraft herabging, dagegen wurde die Geschwindigkeit auf die Hälfte herabgesetzt, wenn die Schwanzflosse allein abgeschnitten war.

2. Schwimmen der einzelnen Fischarten nach Günther (35).

a) Dipnoï.

Die Lungenfische bilden durch ihre Atmung eine Uebergangsstufe zu den Amphibien. Dasselbe Verhältnis kommt in den Bewegungsarten zum Ausdruck, indem bei *Protopterus* statt der Flossen nur fadenförmige Anhänge erscheinen, und bei *Ceratodus* die Form und Stellung der Flossen an die der Gliedmaßen bei Amphibien erinnert.

b) Teleostei.

1. Pediculati. Die große Ordnung der Knochenfische bietet sehr viele verschiedene Bewegungsformen dar.

Die Familie der Armflosser (Pediculati) zeichnet sich durch besondere Ausbildung der Brustflossen und Bauchflossen aus, die zum Fortkriechen auf dem Grunde benutzt werden. Wie bei allen auf dem Grunde kriechenden Fischen ist der Körper nicht seitlich, sondern in senkrechter Richtung abgeplattet. Diese Familie entbehrt der Schwimmblasen. Ihre Bewegungen sind träge und unbeholfen. Bei *Lophius piscatorius* stehen eine Anzahl von den vordersten Strahlen der Rückenflosse vereinzelt, bis an die Maulöffnung heran, und können nach allen Seiten bewegt werden. Der vorderste trägt an der Spitze einen zweizipfeligen Lappen, der von dem Fisch wie ein Köder an der Angel bewegt wird, um Beute anzulocken.

Bei *Malthe vespertilio* ist ein einzelner Vorderstrahl sogar über das rüsselförmige Vorderende des Kopfes hinausgerückt, so daß er als bewegliches Tastorgan vor der Mundöffnung nach unten ragt. Die Brustflossen stehen an förmlichen Armen mit ellenbogenartigem Gelenk hinter dem verbreiterten Vorderkörper hervor, während die kleinen Bauchflossen nach vorn bis an den Kopf vorgerückt sind.

2. Fistularidae. Von den Seepfeifen (Fistularidae) ist die eigentümliche Schwanzbildung bei *Fistularia tabaccaria* zu erwähnen.

Der schlangenförmige Körper mit langer röhrenförmiger Schnauze entbehrt der Rückenflosse bis auf eine kleine, der Analflosse gegenüberstehende Steuerflosse. Die Schwanzflosse zerfällt schwalbenschwanzartig in zwei Teile, während in der Mitte der Körper in einen langen, peitschenähnlichen Faden ausläuft. Die Bewegungsform ist der der Aale an die Seite zu stellen.

Ahlborn (1) erklärt die Flossenform der verwandten Amphisilinen als eine „epibatische", d. h. den Schwanz nach oben treibende.

3. Labyrinthici. Unter den Labyrinthfischen zeichnet sich durch eine eigentümliche Bewegungsweise der Kletterfisch, *Anabas scandens*, aus, der schon im vorhergehenden Abschnitt erwähnt worden ist.

Macropus viridiauratus, der großflossige Zierfisch, wird wegen seines prächtigen Aussehens gezüchtet. Rückenflosse, Analflosse und Schwanzflosse sind zu flügelartiger Größe ausgebildet und dabei so biegsam, daß sie dem Körper des Fisches bei der Bewegung wie ein wallendes Gewand umgeben. Für die Fortbewegung im Wasser dürfte dabei nur ein kleiner Teil der Flossenfläche wirksam sein, während der größere Teil der Bewegung geradezu hinderlich sein muß.

4. Mugilidae. Ueber die Bewegungsform der Mugiliden dürfte nichts anzuführen sein, was über das von den typischen Bewegungen der Fische im allgemeinen Gesagten hinausginge. Die Tatsache, daß die beiden Rückenflossen durch eine breite Lücke getrennt sind, muß allerdings für die Mechanik der Bewegungen eine Bedeutung haben, die sich aber nur bei ganz genauen, eigens hierauf gerichteten Untersuchungen ergeben könnte.

5. Taenioidae. Sehr merkwürdig sind vom Standpunkte der Bewegungslehre die Riemenfische (Taenioidae), die zu den Bewohnern größerer Tiefe gehören uud sogar 4000 m unter der Oberfläche gefunden worden sind. Die an der Oberfläche gefundenen Exemplare zeigen eine solche Auflockerung der Gewebe, daß sie oft schon bei Berührung zerreißen. Aber, selbst wenn man berücksichtigt, daß in großen Tiefen die Riemenfische die gleiche oder größere Festigkeit der Gewebe darbieten wie andere Fische, ist es schwer zu begreifen, wie bei der bandartig dünnen Körperform überhaupt Kraft genug zur Bewegung entwickelt wird. Ein Exemplar von 5–6 m Länge soll etwa 30 cm tief und dabei an der dicksten Stelle nicht viel über 5 cm dick sein. Der Rücken ist von einer einzigen langen Flosse mit weichen Strahlen eingenommen. Diese Flosse kann dem ganzen Körper eine langsame und unbeholfene Bewegung erteilen, eine raschere Bewegung durch Schlängeln erscheint aber ausgeschlossen, weil bei der geringen Seitenausdehnung die Kraft zu starker seitlicher Bewegung der Körperoberfläche mangelt.

6. Gobiidae. Die Gobiidae umfassen Arten, die sich durch die Form ihrer Bewegung auszeichnen.

Cyclopterus lumpus, der Seehase, trägt zwischen den Brustflossen eine Saugscheibe, mit der er sich auf festeren Unterlagen ansaugen kann. Der Körper ist nach unten verbreitert und wird meist durch Kriechen auf dem Grunde bewegt.

Bei *Periophthalmus* werden Flossen und Schwanz zum Kriechen und sogar zum Springen auf dem Trockenen gebraucht.

7. Scombroidae. Die Familie der Scombroiden zeichnet sich durch außerordentlich kräftige und flinke Bewegungen aus. Ihre Muskeln sollen eine reichere Durchblutung, eine dunklere Farbe und eine um mehrere Grad höhere Temperatur haben als die anderer Fische. Die Körperform nähert sich durchaus der Spindelform, die dem Wasser möglichst wenig Widerstand entgegensetzt. Die Schwanzflosse hat halbmondförmige Gestalt, wird also wahrscheinlich häufig in der Weise angewendet, daß die obere und untere Hälfte gleichzeitig entgegengesetzte Bewegung machen. Uebrigens ist offenbar die Halbmondform auch dadurch die günstigste für schnelle Bewegung, weil die Flosse dadurch bei geringstem Wasserwiderstand in zwei, wegen ihrer Länge sehr wirksame Ruderflächen zerfällt.

Zu erwähnen ist die gewaltige Rückenflosse von *Histiophorus gladius*, obgleich über deren mechanische Wirksamkeit nichts Näheres angegeben werden kann.

Zu den Scombroiden gehört auch der Schiffshalter, *Echeneis remora*, bei dem die Rückenflosse in ein Saugorgan umgewandelt ist (8). Jeder Strahl ist in seine zwei Hälften geteilt, die nach beiden Seiten auseinandergespreizt sind und so eine Fläche darstellen, die eine Reihe querverlaufender Wülste an der Stelle der einzelnen Strahlenhälftenpaare darbietet. Diese Saugplatte hat länglichrunde Form und ist am Rande von einem gezackten häutigen Wulst umgeben. Der Fisch vermag sich damit an eine glatte Fläche so fest anzusaugen, daß er nur mit Mühe mit den Händen entfernt werden kann, außer wenn man ihn in der Richtung von hinten nach vorn verschiebt. *Echeneis* heftet sich an Schiffe, an Schildkröten oder an größere Fische an, und läßt sich von diesen durchs Wasser ziehen, indem er dabei die Beute aufschnappt, an der er zufällig vorbeigeführt wird. Obgleich dieser Fisch offenbar wenig auf seine Eigenbewegung angewiesen ist, ist er mit gut ausgebildeten Flossen versehen, die sogar mit dem Lebensalter ihre Gestalt ändern, so daß sie bei völliger Ausbildung halbmondförmig sind.

8. Triglidae. Während die Triglidae (Panzerwangen) in bezug auf ihre Bewegung sich durch Kriechen auf dem Grunde, und im Falle von *Dactylopterus* auch durch Fliegen in der Luft auszeichnen, unterscheiden sie sich, so eigentümlich ihr Körper und ihre Flossen gestaltet sind, beim Schwimmen nicht wesentlich von anderen Arten.

9. Exocöten. Ebenso ist von den Scomberesociden *Exocoetus* als „fliegender Fisch“ bekannt. Besonders auffällig ist an dieser Art, daß die ventrale Schwanzflosse weit länger ist als die dorsale. Beim Auffliegen aus dem Wasser, und insbesondere wenn während des Fluges der Fisch von einem Wellenkamm erreicht wird, taucht dieser Teil der Flosse ins Wasser und wird dann zu einem neuen Antriebe benutzt.

Nicht nur die Exocöten, sondern mehrere verwandte Arten haben nach Fr. Ahlborn (1) dieselbe heterocerkoïde Schwanzform, deren Wirkung ist, dem hinteren Ende des Körpers zugleich mit der Bewegung vorwärts eine Bewegung nach oben zu erteilen, wodurch das vordere Ende des Körpers gesenkt und dem Fisch eine schräg abwärts gerichtete Gesamtbewegung erteilt werden muß, wenn nicht die anderen Flossen durch Steuerwirkung den hebenden Antrieb der Schwanzflosse ausgleichen. Diese Schwanzform wird daher als „hypobatische“ bezeichnet.

10. Pleuronectidae. Eine höchst eigentümliche Umwandlung in Körperbau und Bewegungsform haben die Pleuronectidae durchgemacht. Im Gegensatz zu allen anderen Fischen haben sie die Stellung des Körpers mit dem Rücken nach oben und dem Bauch nach unten aufgegeben, um, ohne daß sich die abgeplattete Gestalt des Leibes änderte, mit der einen Seite flach auf dem Grunde zu liegen. Die betreffende Seite ist bei einigen Arten die linke, bei anderen die rechte. Der Kopf ist nicht zugleich auf die Seite gewendet, sondern hat eine gegen den Körper verdrehte Stellung angenommen, so daß seine Medianebene nahezu in rechtem Winkel zu der des Körpers steht, und beide Augen auf der oberen Seite des Körpers vorragen. Da die Flachfische sich gänzlich dem Liegen auf dem Grunde angepaßt haben und mithin im Wasser weder auf- noch absteigen, können sie die Schwimmblase als hydrostatisches Hilfsmittel entbehren, und tatsächlich fehlt die Schwimmblase bei der ganzen Ordnung, obschon sie im Jugendzustand, solange die Fische sich an der Oberfläche aufhalten, vorhanden ist (96).

Die Bauchflosse ist über die ganze Länge des Körpers ausgedehnt, ebenso die Rückenflosse, während von den Brustflossen die eine auf der Unterseite, die andere auf der Oberseite steht. Die Bewegungsform ist trotz dieser Umwandlung dieselbe wie bei anderen Fischen, nur sieht sie infolge der veränderten Stellung des Körpers ganz anders aus. An Stelle der seitlichen Schwanzschläge mit den entsprechenden

seitlichen Krümmungen tritt bei den Flachschwimmern ein Wellenschlagen des Körpers, da eben die Seitenflächen nach oben und unten gerichtet sind. Rein mechanisch betrachtet, dürfte es gleich sein, ob ein Fischkörper mit der gewöhnlichen seitlichen Abplattung in der gewöhnlichen senkrechten Stellung durch seitliche Ausschläge des Schwanzes durchs Wasser getrieben wird oder ob derselbe Körper in seitlicher Lage durch auf- und abgehende Schläge des Schwanzes fortbewegt wird. Für die Möglichkeit seitlicher Wendungen und für die Organisation des Körpers macht es allerdings einen erheblichen Unterschied. Es wäre also wohl denkbar, daß ein nach Art der Flachfische auf der Seite schwimmender Fisch die volle Beweglichkeit einer Makrele oder eines Hechtes hätte, aber tatsächlich ist die Bewegung der Flachfische lange nicht zu dieser Höhe ausgebildet. Ihre Lebensweise erfordert keine so große Geschwindigkeit, ihr Körperbau macht in ähnlicher Weise, wie es oben für die Bandfische ausgeführt ist, eine kräftige Schlängel- oder vielmehr Wellenbewegung unmöglich. Die große Fläche, der rundliche Umriß bieten der schnellen Ortsbewegung Widerstand, besonders da die Flachfische unmittelbar über dem Grunde hinstreichen, wobei das zwischen Unterseite und Grund eingeschlossene Wasser viel schwerer ausweicht als beim Schwimmen in einiger Höhe über dem Grunde.

11. Ophiidae. Die Schlangenfische (Ophiidae) sind in bezug auf ihre Bewegungsform den Aalen gleichzustellen.

12.—13. Siluridae, Acanthopsidae. Bei den Welsen (Siluridae) und Schmerlen (Acanthopsidae) ist die Bewegung teils aalartig, teils Flossenbewegung. Besonders zu erwähnen ist, daß die Schmerlen nur eine sehr kleine Schwimmblase in einer knöchernen Kapsel haben, die an den ersten beiden Wirbeln sitzt, während unter den Welsen *Hypostomus, Loricaria, Rhinelepsis* gar keine Schwimmblase haben.

14. Cyprinodontinae. Von den Cyprinodonten muß *Analeps tetrophthalmus* erwähnt werden, da er die Eigentümlichkeit hat, mit dem halben Kopfe über Wasser zu schwimmen. Die Analflosse ist zu einem röhrenförmigen Organ umgebildet. Besondere Beziehungen der Flossenform zu der Art des Schwimmen sind nicht zu erkennen.

15.—18. Die Cypriniden, Salmoniden, Esociden, Clupeiden zeigen das im allgemeinen Teil dieser Besprechung als typische Bewegungsform der Fische beschriebene Verhalten.

19. Mormyridae. Unter den Mormyriden, die im übrigen die gewöhnliche Fischform zeigen, ist *Gymnarchus* aalähnlich gebildet.

20. Salmonidae. Bei den Salmoniden spielt die Fähigkeit, aus dem Wasser zu springen, eine besondere Rolle bei der Wanderung stromaufwärts, weil sie nur auf diese Weise Wasserfälle und Wehre von unterhalb her überschreiten können. Auch andere Fische haben bekanntlich die Fähigkeit, sich aus dem Wasser zu schnellen, und die Fische springen auch zu anderen Zwecken, aber man darf wohl sagen, daß nur im Fall der Lachse der Sprung ein regelmäßig angewendetes Mittel zur Fortbewegung darstellt, und es liegen auch nur über diesen Fall genauere Mitteilungen vor.

Von den Blaufelchen (*Coregonus Wartmanni*) im Neuenburger See gibt Karl Vogt an, daß sie anläßlich der Paarung meterhoch aus dem Wasser springen (zit. nach Heck, 39).

Unsere einheimischen kleineren Flußfische springen oft, scheinbar ohne besondere Ursache, aber nur wenige Zentimeter hoch aus dem Wasser. Wenn sie von Raubfischen verfolgt werden, springen sie nicht gerade, sondern in weitem Bogen, mehrmals hintereinander. Von den Lachsen wird behauptet, daß sie bis 3 m hohe Wehre überspringen, was in Anbetracht ihrer Größe, da sie zentnerschwer und übermeterlang werden, eine ganz erstaunliche Muskelleistung darstellt.

Es dürften zwei Arten des Springens zu unterscheiden sein, nämlich die, bei

der der Körper im ganzen gestreckt bleibt und nur durch eine sehr beschleunigte Vorwärtsbewegung nach Art der gewöhnlichen Schwimmbewegungen aus dem Wasser emporgetrieben wird, und eine Art, die namentlich von den Lachsen angewendet wird. Hierbei soll der ganze Körper unter Wasser fast zum Kreise gebogen sein, so daß bei gewaltsamer Streckung ein sehr großer Teil der gesamten Seitenfläche als Abstoßfläche zur Geltung kommt. Auf diese Weise verteilt sich die Muskelarbeit auf einen großen Teil der Rumpfmuskulatur.

21. 22. Bei den Gymnotiden und Muräniden erreicht die schlangenähnliche Bewegungsweise ihren Höhepunkt. Es ist aber bei diesen Fischen wiederum die schnelle und gewaltsame Bewegung von der gemächlichen Bewegung zu unterscheiden.

Bei der schnellen Bewegung ist der ganze Körper oder mindestens die hintere Hälfte des Körpers in schlängelnder Bewegung. Bei den Aalen, deren Körper von oben nach unten beträchtlich größeren Durchmesser hat als in der Quere und außerdem durch die Rücken- und Bauchflosse, die einen guten Teil des Körpers umsäumen, verbreitert ist, ist diese Bewegungsform außerordentlich wirksam. Marey (57) hat davon eine photographische Aufnahme gemacht, auf der man sieht, daß der Körper eines 30 cm langen Aales bei einer Geschwindigkeit von 19 cm zwei Wellen von 14 cm Länge bildet, die mit einer Geschwindigkeit von 21 cm nach rückwärts ablaufen. Bei gemächlicher Bewegung bleibt der Körper der Aale dagegen vollkommen gestreckt, und es besteht nur eine wellenförmige Bewegung des Flossensaumes, die der oben als „schraubenförmige" Bewegung des Fischschwanzes erwähnten an die Seite zu setzen ist. Diese Bewegung wird durch vorwiegend seitliche Bewegungen der einzelnen Flossenstrahlen hervorgerufen, durch die die elastische Flossenhaut zur Ausbuchtung gezwungen wird. Die einzelnen Flossenstrahlen müssen einer nach dem anderen in ganz bestimmter Folge koordiniert tätig sein. Da die Flossenstrahlen am Körper, wo sie gelenkig befestigt sind, in Ruhe verharren und dagegen ihre Spitzen den größten Ausschlag machen, ist die Bewegung der Flosse immer eine schräge. Ihr Antrieb kann nie gerade nach hinten, sondern immer nur nach hinten und zugleich nach oben oder unten, nach rechts oder links gerichtet sein. Da aber die Wellenbewegung symmetrisch ausgeführt wird, und auf der ganzen Länge der Flosse mehrere Wellen gleichzeitig ablaufen, so heben die seitlichen und nach oben oder unten gerichteten Wirkungen der entgegengesetzten gleichzeitig bestehenden Wellen einander auf. Strasser (95) hat die schlängelnde Bewegung der Aalflossen eingehend untersucht und gibt ungefähr dieselbe Darstellung, die Hensen (41) mit Bezug auf die Bewegung der Spermatozoen entwickelt hat.

Verhältnismäßig gut können die Aale durch Umkehrung der Richtung der Wellenbewegung rückwärts schwimmen.

Ganz abenteuerliche Formen, über deren Bewegungsweise nichts Genaueres bekannt ist, bieten einige Aalarten aus großen Meerestiefen dar (*Saccopharynx*).

23. Von den Tetrodonten sagt Owen (76), daß sie ihren sackförmig erweiterten Oesophagus durch Einschlucken von Luft zur Kugelform aufblähen und dann, da dadurch die Bauchseite viel größeren Auftrieb erhält, mit dem Bauch nach oben auf der Wasserfläche hintreiben. Darwin (23) beschreibt dies ebenfalls und fügt hinzu, daß die Kiemen dabei oberhalb der Wasserfläche stehen, aber durch einen Strom Wasser, der dauernd durch das Maul eingesogen wird, versorgt werden. Ferner gibt Darwin an, daß der *Diodon* in der beschriebenen Lage, also auf dem Rücken, sich selbsttätig fortbewegen und, auch ohne den Schwanz zu gebrauchen, mit den Brustflossen wieder umwälzen könne. Der von Darwin beobachtete Fisch gab nach kurzer Zeit Luft und Wasser wieder von sich, und Darwin nimmt an, daß immer Wasser mit der Luft zusammen aufgenommen werde, um das spezifische Gewicht zu regeln. Ob diese Einrichtung hauptsächlich der Bewegungsmöglichkeit dient, scheint mir sehr zweifelhaft. Ich würde annehmen, daß der *Diodon* durch

den aufgeblähten Zustand gegen die Angriffe mittelgroßer Fische geschützt werde, die ihn weder anbeißen, noch ganz hinabschlingen können.

24. 25. Während die Balistidae sich nicht wesentlich von der typischen Fischform unterscheiden, sind die Kofferfische, Ostracionidae, offenbar nach ganz anderen Gesetzen als denen der Beweglichkeit gebaut. Wie Schildkröten sind sie in einen starren Panzer eingeschlossen, nur die Schnauze, die Flossenwurzeln und die Schwanzwurzel sind mit Haut bekleidet, um die nötigen Bewegungen zuzulassen.

Daß die Fischformen nicht allein vom mechanischen Standpunkte zu betrachten sind, ließe sich schon aus manchen Beispielen innerhalb der angeführten Arten ableiten. Sehr viele Anhänge, übermäßig vergrößerte Flossen und anderes mehr sind offenbar für die Ortsbewegung geradezu hinderlich. Noch sprechendere Beispiele bieten aber die folgenden Familien, bei denen die Körperform in wunderlichster Weise von der für die Bewegung im Wasser günstigsten Gestalt abweicht.

26. Der Mondfisch, *Orthagoriscus mola*, verstößt gegen die ersten Regeln der Hydrodynamik, indem er gewissermaßen nur das abgehackte Vorderende eines Fisches, ohne den hinten wieder spitz zulaufenden Schwanz darstellt.

Dabei erreicht der Mondfisch eine Länge von 2 m und ein Gewicht von mehr als 300 kg.

Wenn ich mich auf eine gelegentliche Beobachtung verlassen darf, schwimmt *Orthagoriscus* an der Oberfläche flach auf dem Wasser. Seiner Körperform nach ist er dazu gezwungen, wenn er, wie Günther anzunehmen scheint, der Sonnenstrahlen wegen die Oberfläche aufsucht, denn bei senkrechter Stellung würde sein kurzer tiefer Leib immer noch mindestens $^3/_4$ m unter Wasser bleiben.

27. Die Syngnathidae zeichnen sich dadurch aus, daß der Körper nur langsamer Bewegung fähig ist, während die kleine Rückenflosse durch sehr schnelle und dauernd fortgesetzte Bewegung allein die Ortsbewegung vermittelt. Brustflossen und Schwanzflosse, die bei *Syngnathus acus*, der Seenadel, vorhanden ist, dienen nur als Steuer. Da die Rückenflosse im Verhältnis zum ganzen Körper sehr klein ist, und sich so schnell bewegt, daß man ihre Bewegung kaum sieht, so macht es den Eindruck, als bewege sich der Fischkörper ohne eigenes Zutun unter dem bloßen Einfluß seines Willens. Bei den Seepferden (*Hippocampus*) dient der flossenlose Schwanz als Klammerorgan. Der Körper wird im allgemeinen in senkrechter Stellung gehalten. Die Bewegung der Rückenflosse geht offenbar nach demselben Plane vor sich, wie die Bewegung der Saumflosse der Aale und die „schraubenartige" Bewegung des Fischschwanzes, d. h. die einzelnen Strahlen der Flosse machen seitliche Ausschläge in ganz zusammenhängender Reihenfolge, so daß dadurch eine seitliche Bewegung der Flossenhaut entsteht, die in Form von Wellen der Länge der Flosse nach abläuft (46). Bei den Seepferden folgen diese Wellen einander so schnell und auf so kleinem Raum, daß es an die Bewegung von Flimmerepithel erinnert. Die Frequenz beträgt nur 20 in der Sekunde. Auch in einem anderen Punkte besteht hier eine Analogie, da die Flosse der Seepferde ihre Bewegung mit vollkommenster Leichtigkeit umkehren kann. Man sieht oft im Aquarium ein Seepferdchen seinen Standort an einem Zweige von Koralle oder Meerkraut verlassen und mit flimmerndem Spiel der Rückenflosse schnell aufsteigen, plötzlich aber anhalten und mit entgegengesetztem Flimmerspiel der Flosse ebenso schnell wieder hinabsinken.

Beim Fetzenfisch, *Phyllopteryx*, tritt die Beweglichkeit in bezug auf die Organisation ganz in den Hintergrund. Der Körper ist mit zahlreichen Anhängen bedeckt, die ihm täuschend das Ansehen von Seegrasbüscheln geben. Im Vergleich zu dieser Schutzmaßregel ist offenbar die Beweglichkeit von geringerer Bedeutung für die Entwicklung gewesen.

Im Gegensatz hierzu erscheint *Pegasus* als eine Fischform, die sehr günstig für die Bewegung gebaut ist und sich von den anderen Arten dadurch unter-

scheidet, daß die Brustflossen das wesentliche Bewegungsmittel bilden, während der Schwanz nur eine kleine, auffallenderweise wagerecht gestellte Steuerflosse trägt.

c) Ganoidei.

Die Schmelzschupper, Ganoidei, sind durch verschiedene Eigenschaften in mechanischer Beziehung bemerkenswert.

Die Störe (Acipenseridae) zeigen aufs ausgesprochenste die Eigenschaft der Heterocerkie, denn ihre Schwanzwirbelsäule ist weit nach oben in die Flosse abgebogen, und die untere Schwanzflosse viel kleiner und kürzer. Dies wird damit in Zusammenhang gebracht, daß sie, um mit dem unter der vorgezogenen Schnauze sitzenden Maul am Grunde zu stöbern, den Körper dauernd schräg abwärts gegen den Strom rudern müssen (Fig. 66). Die Knochenplatten, mit denen der Stör äußerlich gepanzert ist, sollen den doppelten Zweck erfüllen, ihn als Ballast zu beschweren und ihn gegen stromabtreibende Gegenstände zu schützen. Die Schwimmblase soll besonders geräumig sein, um dem Stör leichter zu ermöglichen, vom Grunde auf und schnell wieder auf den Grund hinab zu schwimmen.

Die Familie der Polypteridae zeichnet sich durch eine zinnenartig unterbrochene Rückenflosse aus, deren Bedeutung vom mechanischen Standpunkte nicht recht verständlich ist.

Die Lepidosteideae und Amiades haben ausgesprochen heterocerke Schwanzbildung. Die letztgenannten Arten sollen sich nach WERNER (102) durch eine besondere, nicht näher beschriebene Eigenart in der Bewegung von anderen Fischen unterscheiden.

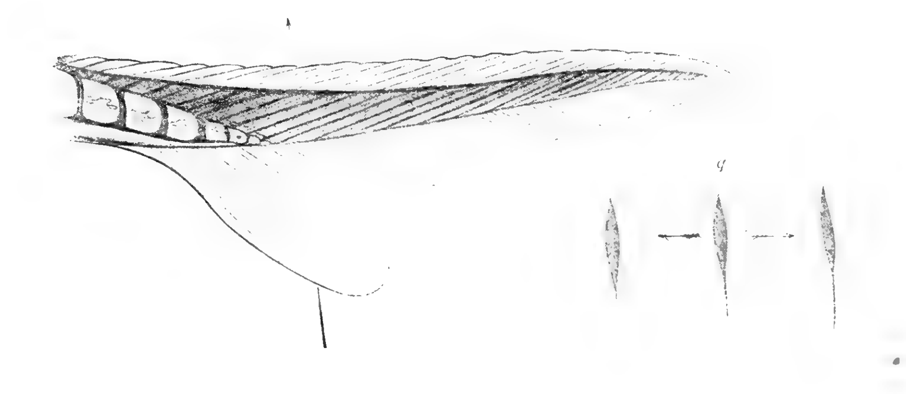


Fig. 66. Schwanzflosse des Störs, nach AHLBORN. Die Querschnittsfigur *q* deutet an, daß bei seitlichem Schlage der untere Teil der Flosse sich durchbiegt, sodaß ein Auftrieb in der Richtung des großen Pfeiles in der Hauptfigur entsteht.

d) Selachii.

Unter den Selachiern zeichnen sich die Rochen (Rajidae) dadurch aus, daß ihr Körper nicht wie der der typischen Fische seitlich zusammengedrückt, sondern vielmehr von oben nach unten abgeplattet und nach den Seiten stark verbreitert ist.

Körperform und Bewegungsform der Rochen nähert sich auf diese Weise der der Plattfische, aber auf einem ganz verschiedenen Wege. Sie sollen sich auch meist am Grunde aufhalten und, da sie zu schneller Bewegung unfähig sind, ganz ebenso wie die Plattfische ihre Beute an kleineren Krebstieren erlauern.

Die Bewegung findet analog (aber nicht homolog) der der Plattfische so statt, daß der platte Körper das Wasser nicht nach beiden Seiten, sondern nach oben und

unten teilt und durch auf und ab laufende Wellen seiner die wagerechten Ränder säumenden Brustflossen vorwärts getrieben wird. Dies hat Marey (60) durch Reihenaufnahmen sehr anschaulich dargestellt. Der Fischkörper war dabei aber in einer Führung befestigt, so daß die Bewegung nicht unter natürlichen Bedingungen verlief. Die Brustflossen der Rochen haben also eine ganz ähnliche Funktion wie die Brust- und Rückenflosse der Plattfische, machen aber, bezogen auf den Körper des Fisches, eine ganz andere Bewegung. Der Schwanz der Rochen stellt einen langen dünnen Anhang dar, der nur bei einigen Arten Steuerflossen trägt. Manche Rochenarten erreichen gewaltige Größe, so daß sie 4—5 m an Breite messen.

In bezug auf ihre Bewegungsform weisen die Haifische (Squalidae) zwei auffällige Eigenschaften auf, sie entbehren der Schwimmblase und sie haben ausgeprägt heterocerke Schwanzform. Da sie in Tiefen von mehreren hundert Metern hinabsteigen und andererseits an der Oberfläche jagen, ist das Fehlen der Schwimmblase sehr merkwürdig und zeigt, daß die hydrostatische Bedeutung dieses Organs nicht sehr schwer ins Gewicht fällt. Die heterocerke Schwanzform ist gerade bei den Haien damit in Verbindung zu bringen, daß wenigstens einige Arten, wie *Carcharias*, der Menschenhai, sich, um eine auf der Oberfläche schwimmende Beute zu erschnappen, auf den Rücken drehen müssen, weil sich ihre Maulöffnung unterhalb der verlängerten Schnauze befindet.

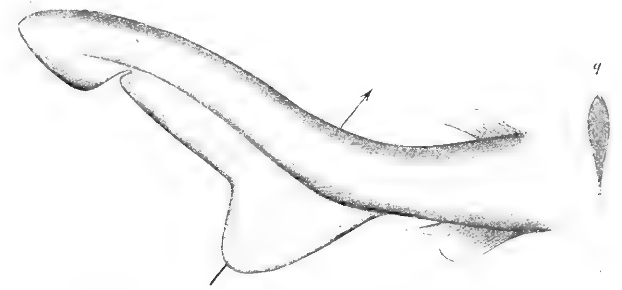


Fig. 67. Schwanzflosse vom Hai, nach Ahlborn. Erklärung wie bei Fig. 66.

Für eine solche Drehung dürfte allerdings das von der Längsachse dorsalwärts abbiegende lange und starke obere Schwanzende ein sehr wirksames Werkzeug sein (Fig. 67). Aber auch ohne auf diese besondere Funktion einzugehen, ist es klar, daß für Fische, die wie die Haie, oft tagelang schnellsegelnden Schiffen folgen und die ihre lebende Beute durchs Wasser verfolgen, eine einzige lange und starke Schwanzflosse nützlicher ist, als ein gewöhnlicher Fischschwanz. So sagt denn auch Günther (35): „Die Bewegungen der Haifische ähneln in gewissem Grade denen der Schlangen, indem sich ihr biegsamer Leib während des Schwimmens in einer Reihe von Wellenkrümmungen biegt.“

Chimaera ist mit sehr großen Flossen und langem Schwanz ausgestattet, und hat an Stelle der Analflosse ein Haftwerkzeug aus zwei Klammerarmen. Ueber die Form der Bewegung vermag ich nichts anzugeben.

e) Cyclostomi.

Die Rundmäuler, Cyclostomi, sind in bezug auf ihre Bewegungen den Aalen an die Seite zu stellen. Wenn sie sich an Fischen, von denen sie sich nach Art der Parasiten ernähren, festgesaugt haben, werden sie oft auf weite Entfernung, selbst aus dem Meere in Süßwasserströme verschleppt (35, p. 692). Das Saugwerk-

zeug besteht aus einer Saugscheibe, deren mittlerer Teil mit Papillen besetzt ist, die hornige Zähne tragen.

f) Acrania (Leptocardii).

Das Lanzettfischchen (*Amphioxus lanceolatus*), das als niedrigste Form der Wirbeltiere eine so beachtenswerte Stellung einnimmt, hat auch in seiner Bewegungsweise interessante Eigentümlichkeiten. Es entbehrt der Schwimmblase. Es bewegt sich durch Schlängelung und soll die Fähigkeit haben, sich in Sand vergraben zu können, was bei einem nur wenige Zentimeter langen, durchscheinend dünnen Fisch chen einen überraschenden Grad von Kraft und Geschwindigkeit der Bewegung voraussetzt. Höchst merkwürdig ist die Angabe, daß sich verschiedene Individuen dieser Art zu einer Kette vereinigen sollen, die sich durch gemeinsame Schlangenbewegung fortbewegt. Dieselbe Erscheinung findet sich bei mikroskopischen Bakterien.

Wenn dieser Befund vom rein mechanischen Standpunkt betrachtet werden darf, d. h. wenn sich die Individuen bloß zum Zweck gemeinsamer Ortsbewegung zusammengetan haben, so entstehen eine Reihe von Fragen. Erstens ist die Vereinigung mehrerer Individuen zu gegenseitiger Unterstützung an sich überraschend. Zweitens müßte die Frage beantwortet werden, auf welche Weise sich die einzelnen Fischchen aneinander befestigen. Drittens wäre zu untersuchen, welche Vorteile die gemeinsame Bewegung bietet. Auf die dritte Frage, die ganz ins Gebiet der Bewegungslehre fällt, ergeben sich aus der allgemeinen Betrachtung über die Bewegung von Körpern im Wasser ausreichende Antworten. Wenn ein einzelnes Fischchen durchs Wasser gleitet, muß es das Wasser im Umfange seines Querschnittes zur Seite drängen und hat bei seiner schlängelnden Bewegung immer nur einen kleinen Teil seiner Seitenflächen für den Antrieb zur Verfügung. Schließt sich an den ersten Körper ein zweiter unmittelbar an, so braucht er das Wasser nicht erst in seitliche Bewegung zu versetzen, weil das schon der vorangehende Körper getan hat, sondern er braucht nur die Reibung des Wassers an seiner eigenen Fläche zu überwinden, um mit gleicher Geschwindigkeit dem ersten zu folgen. Ferner aber wird dadurch, daß sich mehrere Fische untereinander verbinden und gemeinsame Schlängelungen ausführen, die bei der Schlängelung nach hinten rückende Schlangenwelle viel größer sein können, als bei der Schlängelung jedes einzelnen Körpers. Es kann durch die von den anderen mitgeteilten Kräfte die ganze Seitenfläche eines der mittleren Individuen in gerader Richtung nach hinten gedrückt und dadurch der ganzen Kette ein starker Antrieb erteilt werden.

H. Tunicaten.

Ueber die Bewegungsform der Tunicaten ist zu sagen, daß sich die Copelaten mittels eines Ruderschwanzes bewegen, während die Ascidien als festgewurzelte Formen keine Eigenbewegung zeigen, die salpenähnlichen Ascidien und die Salpen sich dagegen freischwimmend durch Rückstoß bewegen. Der durch die Zusammenziehung des Kiemenraumes ausgestoßene Wasserstrom setzt nämlich durch Rückstoß oder durch den Widerstand, den er an dem umgebenden Wasser findet, den Körper des Tieres in Bewegung.

Diese Form der Schwimmbewegung kann bei geeigneter Organisation äußerst wirksam sein, wie man z. B. an den Cephalopoden sehen kann, sie scheint indessen bei den Salpen keinen hohen Grad der Ausbildung erlangt zu haben. Ueber den Mechanismus der Oeffnung und Schließung bei *Pyrosoma* insbesondere macht Seeliger (91) in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches folgende

Angabe: „Die Kloakenräume befördern das verbrauchte Atemwasser durch die offenen Egestionsöffnungen in den gemeinsamen Kloakenraum des Stockes, der dadurch prall gefüllt wird. Dann schließen sich die Siphone der Egestionsöffnungen, und wenn nun das Diaphragma nach innen zu eingeschlagen wird, kann das Wasser nur durch die Diaphragmaöffnung aus der Stockhöhle entweichen. Die Folge davon wird eine Bewegung der Kolonie mit dem spitzen Ende [voran] sein."

Von den Ketten, die die Salpen in gewissen Stadien ihres Generationswechsels bilden, wird angegeben, daß sie sich schlängelnd bewegen, doch dürfte dies nicht als eine besondere Art der Ortsbewegung aufzufassen sein, sondern nur als Folge der freien Beweglichkeit, die bei einer im bewegten Wasser treibenden Kette zur Schlängelung führt.

J. Molluscoïden.

Von den Molluscoïden lebt die größte Zahl angewurzelt. Die Jugendformen sind vielfach freilebend und schwärmen mit Hilfe von Wimper- und Geißelbewegung umher. Ihre Bewegungen werden durch die Papageienschnäbeln vergleichbaren Avicularien und die geißelförmigen Vibracularien hervorgebracht.

Die mit Schalen ausgerüsteten Brachiopoden, die äußerlich den Muscheln gleichen, unterscheiden sich von diesen unter anderem durch den Mechanismus der Schalenöffnung, indem sie dazu besondere Oeffnungsmuskeln haben, während die Muscheln sich durch die Elastizität des Schalenbandes öffnen.

K. Mollusken.

1. Cephalopoden.

Unter den Cephalopoden ist *Argonauta* in älteren Schriften wegen seiner Bewegungsform besonders hervorgehoben worden. Da der Körper des Tieres mit einer Schale umgeben ist, ohne mit ihr in der Weise, wie es Muscheltiere sind, verwachsen zu sein, und da diese Schale beim Schwimmen an der Wasseroberfläche mit den Rändern aus dem Wasser vorstehend abgebildet wird, so wurde die Schale als ein Boot angesehen, die zwei mit Flügelhäuten versehenen Arme als Ruder oder gar als Segel, und schließlich dem Tier sogar die Fähigkeit zugeschrieben, sich im Wasser, auf dem Lande und selbst fliegend in der Luft gleich gut bewegen zu können (79, 86). In Wirklichkeit kommt die Schale nur dem weiblichen Geschlecht zu und hat für die Bewegung keine wesentliche Bedeutung.

Auch die „Ruderfüße" sind nach Baglioni (7) nicht zum Zwecke des Ruderns bestimmt, sondern die Ortsbewegung wird ebenso wie bei anderen Cephalopoden durch den Wasserstrahl des Trichters erzeugt. *Argonauta* bewegt sich also wie andere Cephalopoden, entweder vermittelst der Arme kriechend oder schwimmend, oder vermittelst des Rückstoßes von Wasser aus der Trichteröffnung mit dem Hinterende des Leibes voran schwimmend, wobei alle Arme zuzusammengelegt in Ruhe verharren. *Argonauta* soll ferner die Fähigkeit haben, unter Wasser ohne jegliche Bewegung nach Belieben aufsteigen und wieder absinken zu können (79, 86).

Die übrigen Cephalopoden zeichnen sich ebenfalls durch diese Bewegungsform aus, die schon bei den Salpen (s. p. 185 unten) in weniger ausgebildeter Form angetroffen wird. Die Haut der Cephalopoden bildet rings um den Körper, an dessen vorderer Hälfte, eine hohe, halskragenartige Falte, zwischen der und dem Körper die sogenannte „Mantelhöhle" eingeschlossen wird. In dieser Höhle liegen die Kiemen. Die Erweiterung und Verengerung der Höhle, bei der das Wasser durch den offenen Spalt zwischen Körper und Hautfalte in die Mantelhöhle gesogen und wieder ausgestoßen werden kann, ist also eine Atembewegung. Die Mantelhöhle entspricht der Kiemenhöhle der Muscheltiere. Nun ist an der Bauchfläche des Körpers ein dem Fuß der Muscheltiere entsprechendes Gebilde entwickelt, das eine kurze, vorn und hinten offene Röhre darstellt, deren hinteres Ende tief im Raum der Mantelhöhle steckt, während ihr vorderes Ende über den Rand der Mantelfalte hinaus vorsteht. Wenn sich die Mantelfalte zusammenzieht, kann sie die ganze Spalte des Mantelraumes so verengen, daß sich der Mantel ringsum dicht an den Körper anschließt. Dann steht die Mantelhöhle nur noch durch die erwähnte Röhre, den Trichter, Sipho, mit dem äußeren Wasser in Verbindung. Verengt sich die Mantelhöhle noch weiter, so wird das Wasser durch den Trichter in kräftigem Strahle ausgetrieben. Die Rückwirkung dieses Strahles, der vom hinteren Ende des Tieres gegen das Vorderende zu gerichtet ist, treibt den ganzen Körper rückwärts durch das Wasser (Fig. 68).

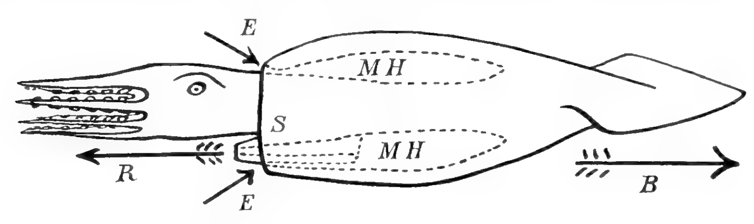


Fig. 68. Schematische Darstellung der Bewegung der Cephalopoden durch Rückstoß. *MH* Mantelhöhle, *S* Sipho. Bei Erweiterung der Mantelhöhle tritt das Wasser in der Richtung der Pfeile bei *EE* in den Schlitz zwischen Körper und Mantel ein. Bei Zusammenziehung des Mantels wird es in der Richtung des Pfeiles *R* durch den Sipho entleert. Dadurch wird das ganze Tier in der Richtung *B* fortgestoßen.

Da jedesmal nach Entleerung des Mantelraumes das Wasser erst durch den Schlitz zwischen Mantelrand und Körper wieder eintreten muß, kann sich das Tier nur stoßweise bewegen.

Vom energetischen Standpunkt aus kann diese Bewegungsart nicht als vorteilhaft betrachtet werden, weil eine beträchtliche Menge Arbeit dazu verwendet werden muß, dem Wasser innerhalb der Siphonröhre Geschwindigkeit zu erteilen, während es durch die Reibung an der Wand aufgehalten wird. Es wäre entschieden sparsamer, wenn die Muskelkraft unmittelbar durch den Druck von Ruderflächen auf das Wasser wirkte. Aber dazu würde es fester Teile und Gelenke bedürfen, die die Organisation der Cephalopoden nicht aufweist.

Diese Art der Bewegung haben auch die großen Cephalopodenarten, deren übermannslanger Körper hinten spindelförmig zuläuft und mit einer eigentümlichen zugespitzten Flosse versehen ist. Dies hintere Ende des Körpers ist hier „vorderes Ende" mit Rücksicht auf die Bewegung. Dazu paßt die erwähnte pfeilspitzenähnliche

Flossenform sehr gut. Ob diese Flosse bei der Bewegung als Steuer dient oder ob sie nur beim Kriechen und bei anderen Bewegungen gebraucht wird, steht dahin.

2. Gastropoden.

Zu den verhältnismäßig wenigen Ordnungen der Gastropoden, die frei schwimmen, gehören die Flossenfüßer, Pteropoda, vornehmlich aber die Unterordnung Gymnosomata, die keine Schale haben.

Bei diesen Arten hat der „Fuß" der Muscheltiere die Form zweier schmetterlingsflügelähnlicher Flossen angenommen, der Körper ist langgestreckt und erinnert mit den vorn ausgebreiteten Tentakeln an den Anblick eines fliegenden Insektes. Ebenso bewegt sich unter den Opisthobranchiern *Acera* freischwimmend. Gujart (34), (64) beschreibt ihre Bewegungsweise als ein „Fliegen im Wasser". Mit den Flügelanhängen, die nach unten hohl gekrümmt sind, macht das Tier 3—4 Schläge in der Sekunde. Bei den mit Schalen versehenen Formen ist die Schale in einigen Fällen auf ein so geringes Maß eingeschränkt, daß sie der freien Beweglichkeit keinen Eintrag tut.

Ebenso wie andere Muscheltiere haben auch die Pteropoden die Fähigkeit, nach Belieben in die Tiefe zu sinken, wovon sogleich bei den Schnecken die Rede sein wird. Ueber die Schnelligkeit der Bewegung finde ich keine Angaben.

Die Larven haben ebenfalls zwei „Segellappen" am Fußteil, die aber nicht den späteren Flossen entsprechen. Bei den Pneumodermiden und Clioniden ist noch ein zweites Jugendstadium eingeschoben, in dem die Bewegung durch drei Wimpergürtel vermittelt wird.

Aehnlich ist die Bewegungsweise der Heteropoden, die nur ein flossenförmiges Fußruder haben und nur schwerfällig, den Bauch nach oben, durch Bewegungen des ganzen Körpers und der Flosse umherschwimmen.

Die Gastropoden umfassen ferner die Wasserschnecken von sehr vielen verschiedenen Arten.

Ihre Schwimmfähigkeit ist in mehrfacher Beziehung merkwürdig.

An der Süßwasserschnecke *Paludina*, noch öfter an *Limnaea*, kann man beobachten, daß sie sich, trotz der spezifisch schweren Kalkschale, im Wasser aufsteigen läßt und nach Belieben wieder versinkt. Wenn dies einfach dadurch erklärt wird (39), daß das Tier, indem es sich aus der Schale hervorstreckt, mit der gleichen Masse mehr Wasser verdrängt, so ist dabei außer acht gelassen, daß durch eine bloße Bewegung der Rauminhalt des Tieres nicht größer wird. Wäre in der Schale ein Luftraum, so könnte allerdings die Luft beim Hineinschlüpfen des Tieres in die Schale zusammengepreßt werden, so daß dadurch eine Volumverminderung hervorgerufen würde, die das Tier untersinken machte. Bei den Pulmonaten, deren „Lunge" Luft enthält, ist daher dies Verhalten nicht besonders auffallend, wohl aber bei den wasseratmenden Schnecken, bei denen es auch vorkommt. Für niedere Tiere ist eine Aenderung des spezifischen Gewichtes durch chemische Umsetzungen angenommen (25, 26) und sehr wahrscheinlich gemacht worden. Ob für die größeren Tiere, *Argo* (78), Quallen, Muscheltiere, der gleiche Mechanismus anzunehmen ist, steht dahin.

Ein zweiter interessanter Punkt, betreffend das Schwimmen der Schnecken, bezieht sich auf die Ortsbewegung an der Wasserfläche. *Limnaea* und andere Pulmonaten schwimmen mit der Schale nach unten, die Haftfläche des Fußes gegen die Oberfläche des Wassers gekehrt, und bewegen sich nach Gefallen an der Oberfläche wie an einer festen Scheibe umher (Friedrich, 30; vgl. I. Teil, p. 119).

An das freie Schwimmen auf der Oberfläche des Meeres hat sich vor allem die Veilchenschnecke (*Ianthina*) angepaßt (39).

3. Lamellibranchia.

Von den eigentlichen Muscheln ist nur eine, deren Bewegungsweise als Schwimmen bezeichnet werden kann, während alle anderen auf bloßes Kriechen auf dem Grunde oder allenfalls Springen über dem Grund beschränkt sind.

Diese „schwimmende" Muschel ist *Pecten*, die durch schnelles Auf- und Zuklappen der Schale schwimmt. Dies ist nach zwei Richtungen bemerkenswert, erstens weil die Muskulatur der Muscheln sonst nicht so schneller Bewegung fähig ist, zweitens weil die Bewegungsweise selbst der Erklärung bedarf.

Daß durch Oeffnen und Schließen der Schalen im Wasser ein Antrieb entsteht, ist leicht verständlich, denn selbst wenn die Bewegung ganz gleichförmig ausgeführt würde, müßte an der gewölbten Außenfläche der Muschel das Wasser beim Oeffnen abgleiten und viel weniger Widerstand finden als beim Schließen an der Innenfläche. Es muß also das Wasser beim Schließen gleichsam zwischen die Schalen gefaßt und ausgetrieben werden. Danach sollte man erwarten, daß das Tier mit dem Schalenschloß voran durch das Wasser getrieben würde, das ist aber nicht der Fall, sondern im Gegenteil bewegt sich das Tier mit der Schalenöffnung nach vorn. Die Ursache hierfür liegt nach Vles (100) darin, daß beim Zuklappen der Schalen die Ränder des Mantels zusammenschließen und dem Wasser den Ausweg nach vorn sperren, so daß es zu beiden Seiten des Schalenschlosses nach hinten ausweichen muß (2). Schon Fischer (26) hat dies gefunden, und Marey (61) hat durch Einstreuen von Karmin, das den austretenden Wasserstrahl färbt, die Strömung zur Seite des Schlosses sichtbar gemacht. Das Schwimmen ist also nicht ein „Rudern" mit der Schale, sondern eine „Reaktions"-Wirkung des durch das Zuklappen ausgetriebenen Wasserstromes.

Der experimentelle Beweis kann dadurch bestärkt werden, daß man den Mantelsaum zerschneidet, denn man findet dann, daß die Muschel sich entgegengesetzt bewegt wie vorher, d. h. dann wirken die Schalen als Ruder, und beim Zuklappen schnellt die Muschel mit dem Schloß voran rückwärts.

Die Solenogastren bewegen sich im Wasser vermöge der Wimperfurche.

L. Arthropoden.

1. Crustaceen.

Die Mannigfaltigkeit der Formen bei den Krebsen ist sehr groß und ebenso die Verschiedenheit ihrer Bewegungen im Wasser. Vom mechanischen Standpunkt dürften drei Hauptarten des Schwimmens

zu unterscheiden sein, die sich zunächst in je zwei Gruppen ordnen lassen, wie dies Ortmann (74) tut, nämlich in Bewegung mit Hilfe der Gliedmaßen und die Bewegung mit Hilfe des Schwanzes oder des ganzen Rumpfes. Die Bewegung mit Hilfe der Gliedmaßen ist, wie oben bei der allgemeinen Betrachtung des Schwimmens, zu trennen in asymmetrische und symmetrische Bewegung. Alle Formen können bei demselben Tiere angetroffen werden.

Das Schwimmen mit Hilfe der Gliedmaßen besteht bei den Arten, die eine große Zahl annähernd gleichgeformter Beinpaare haben, aus einer gleichmäßig von vorn nach hinten ablaufenden Wellenbewegung, die an die Tätigkeit von Flimmerepithel erinnert. Bei den Phyllopoden liegt z. B. eine große Anzahl blattförmiger Ruderfüße hintereinander, die von vorn nach hinten der Reihe nach jede ihren Ruderschlag ausführen. In ähnlicher Weise gebrauchen auch die Decapoden ihre 10 Beinpaare, indem z. B. die Garnelen sich in senkrechter Stellung durch das Spiel ihrer Beine auf und ab rudern.

Andere Arten, bei denen bestimmte einzelne Beinpaare zu Bewegungsorganen ausgebildet sind, wie bei *Cyclops*, schwimmen stoßweise, durch symmetrische Schläge ihrer großen Ruderarme.

Die dritte Hauptbewegungsform, das Fortschnellen durch Schläge mit dem Schwanz oder mit dem ganzen Rumpfende, ist großen wie kleinen Crustaceen eigentümlich und unterscheidet sich in sehr bemerkenswerter Weise von den Schwimmbewegungen der Wirbeltiere. Während nämlich bei den Wirbeltieren allgemein die Schwimmbewegung in Streckstößen besteht, so daß der Körper nach dem Schwimmstoß langgestreckt durchs Wasser gleitet, ist bei den Krebsen umgekehrt der Schwimmstoß meistens eine kräftige Beugung des Körpers, der dann geknickt, den Rücken voran, fortschießt. Für diese Bewegungsweise kommt in Betracht, daß die Rückenfläche des Krebses stark gewölbt und glatt ist, während die Bauchfläche im Gegenteil hohl und durch die Gliedmaßen und Borstensäume seitlicher Ausdehnung fähig ist. Ebenso bilden die Schwanzplatten einen dorsalwärts konvexen, ventralwärts hohlen Fächer, der in ausgebreitetem Zustande eine sehr große, und für den Schlag ventralwärts sehr wirksame Ruderfläche abgibt. Der ganze Abdominalabschnitt des Körpers stellt gewissermaßen nur einen beweglichen Stiel für dies mächtige Ruder dar. Wenn die Fläche des Schwanzes entfaltet und eine kräftige Beugung des Abdominalabschnittes ausgeführt wird, faßt der Schwanz so viel Wasser, daß er nahezu stillsteht, während der ganze Körper rückwärts geschleudert wird.

Bei manchen Arten ist die Ruderbewegung des Schwanzes bei Streckung ebenso wirksam wie bei Beugung.

Bemerkenswert ist, daß gleichzeitig mit der Bewegung des Schwanzes die Gliedmaßen sämtlich gestreckt an den Leib gezogen werden, um den Wasserwiderstand zu vermindern (Bethe, 11).

Einzelne Arten zeigen besondere Bewegungsformen. So gibt Ortmann (74) nach Gerstaecker an, daß *Branchipus*, *Artemia* und *Apus* auf dem Rücken zu schwimmen pflegen. *Artemia* zeichnet sich durch besonders lebhafte Bewegung aus, wobei sie sich häufig überschlägt. *Neptunus Sayi* schwimmt seitlich, mit eingeschlagenen vorderen und schleppenden hinteren Beinpaaren, indem nur das 5. Beinpaar rudert.

Die Schrift von Warrington (101), die das Schwimmen der Crustaceen ausführlich behandeln soll, war mir nicht zugänglich.

2. Insekten.

Unter den Insekten sind einige Arten von Käfern an das Leben im Wasser angepaßt, nämlich die Schwimmkäfer.

Die Anpassung an das Schwimmen spricht sich darin aus, daß die Körperoberfläche völlig glatt ist, die Form vorn und hinten spitz zugehend, ringsum eine scharfe Kante darbietend, oben und unten gleichmäßig gewölbt, wie denn die Gleichförmigkeit der „Linien“ des Körperbaues eine wesentliche Bedingung ist, damit er das Wasser leicht durchschneiden könne. Ferner sind die Flügeldecken so beschaffen, daß sie außerordentlich dicht zusammenschließen, da die Schwimmkäfer einen Luftvorrat unter den Flügeldecken ins Wasser mitnehmen.

Durch diesen Luftvorrat ist der Körper des Schwimmkäfers leichter als Wasser, und wenn er, wie es meist der Fall ist, sich unter Wasser aufhalten will, muß er entweder fortwährend nach unten rudern, oder sich an irgendwelche festen Gegenstände unter Wasser anklammern.

Die Bewegungen des *Dytiscus* schildert Graber (33), die des *Hydrophilus* Bethe (11). Merkwürdigerweise wird die Bewegung dieser sonst so ähnlichen Käfer ganz verschieden dargestellt. Nach Graber (33) zeichnen sich die Schwimmfüße des *Dytiscus* dadurch aus, daß sie nicht im Hüftgelenk, sondern im Fußgelenk bewegt werden, das Hüftglied, Coxa, ist mit dem Brustpanzer verschmolzen, der Oberschenkel wird unmittelbar an der Bauchwand entlang bewegt. Der Fuß ist durch einen Borstenbesatz in ein sehr wirksames Ruder verwandelt, das bei der Vorwärtsbewegung mit der Kante voran bewegt wird, indem es sich gegen den Oberschenkel dreht. Es wird nur das hinterste Beinpaar zum Schwimmen gebraucht, und zwar wirken die beiden Beine gleichseitig. Während des Vorwärtsschießens schleppen sie passiv nach. Bei der Bewegung auf dem Lande benutzt dagegen der Schwimmkäfer seine Ruderfüße, wie andere Insekten ihre Lauffüße, ungleichseitig.

Eine ganz andere Schwimmbewegung beschreibt Bethe (11) von *Hydrophilus*. Hier wird nur das 1. Beinpaar beim Schwimmen angezogen, das 2. und 3. arbeiten. Jedes dieser Beinpaare wird so bewegt, als bildeten die beiden Oberschenkel zusammen ein winkelförmiges Stück, eine „Schwimmgabel“, wie Bethe sich ausdrückt. Das heißt, der linke Schenkel wird adduziert, während der rechte abduziert wird und umgekehrt, so daß der Winkel zwischen den Längsachsen beider Schenkel annähernd gleich bleibt. Dabei ist aber die Bewegung des mittleren und des hinteren Paares gleichzeitig und entgegengesetzt, so daß der linke mittlere und rechte hintere Schenkel gleichzeitig adduziert werden. Da nur 4 Beine für die Schwimmbewegung in Betracht kommen, kann man dies auch so beschreiben, daß die diagonal stehenden Beine je gleichzeitig einen Ruderschlag ausführen. Wie Graber vom *Dytiscus*, beschreibt auch Bethe (11) vom *Hydrophilus* den Uebergang aus der Bewegungsform des gewöhnlichen Ganges in die beschriebene, wenn man das Tier allmählich von einer festen Unterlage ins Wasser läßt.

In ähnlicher Weise wie *Dytiscus* schwimmt die Wasserwanze

Notonecta, nur daß hier die Beine ihre Wendung schon im Hüftgelenk machen und der platte Körper beim Schwimmen mit der Bauchfläche nach oben liegt (33).

Die Bewegung der Taumelkäfer (*Gyrini*) und der Müllermücken (*Hydrometra*) ist kein eigentliches Schwimmen (18), obschon die Taumelkäfer den Antrieb zu Bewegung durch Rudern im Wasser mit ihren Ruderfüßen erteilen. Die Ruderfüße sind im Gegensatz zu den eigentlichen Schwimmkäfern statt mit Borsten mit Plättchen versehen, die eine verhältnismäßig noch wirksamere Ruderfläche gewähren.

Eine besondere Stellung nimmt *Polynema natans* ein, der nach Lubbock (57), ähnlich wie die Tauchervögel, mit Flügelbewegungen unter Wasser schwimmt. Die Larven vieler Insekten leben im Wasser und zeigen sehr mannigfache Bewegungsformen. Im allgemeinen ist das Kriechen auf dem Grunde und an Wasserpflanzen vorwiegend. Eine besondere Gruppe dieser Art bilden die von Berg (9) beschriebenen südamerikanischen Raupen, Arctiadae, *Palustra*, *Azolla*. Dagegen schwimmen die Larven der Agrionen und Mücken frei, indem sie sich durch Schlängeln des Hinterleibes und durch Schwanzschläge forttreiben, wobei die bei manchen vorhandenen Schwanzblätter wie Ruder wirken (Burmeister, 18). *Chironomus plumosus* hat eine besondere Art der Bewegung durch seitliches Einrollen des Vorderleibes, wobei sich das untere Ende gleichsam überschlägt.

3. Spinnen.

Unter den Spinnen ist *Argyroneta* als im Wasser lebend zu nennen, obschon nicht von eigentlicher Bewegung im Wasser, geschweige denn von Schwimmen gesprochen werden kann. Die Wasserspinne steigt nur an Wasserkräutern unter die Oberfläche herab und nimmt an ihrem Körper Luftblasen mit hinunter, die ihr gestatten, unter Wasser zu bleiben.

M. Würmer.

Von den Würmern sind die freilebenden Chätopoden diejenigen, die in bezug auf die Bewegungsorgane die höchste Entwicklung zeigen. Jedes Segment trägt ein oder zwei Paar stummelförmige Gliedmaßen, die mit Borsten oder Schwimmplatten ausgestattet sind. Die nicht mit Ruder versehenen Anneliden schwimmen, soweit sie Wasserbewohner sind, zum Teil auch, und zwar durch Schlängelung des ganzen Körpers, in der Regel aber bewegen sie sich kriechend auf dem Grunde der Gewässer. Der gemeine Egel, *Aulastomum gulo*, bewegt sich schwimmend, indem er mit dem ganzen Körper Wellenbewegungen in senkrechter Ebene macht. Der Körper ist von oben nach unten etwas abgeplattet, so daß die Wellenbewegung in senkrechter Ebene offenbar zweckmäßiger ist, als in seitlicher Richtung, aber trotzdem fördert diese Bewegung auffällig langsam.

Ebenso erweist sich die Schlängelbewegung bei den Urulaben als kein sehr wirksames Fortbewegungsmittel, da sie trotz sehr lebhafter Bewegung doch nur langsam von der Stelle kommen.

Die Turbellarien sind teils auf Flimmerbewegung angewiesen, teils auf schlängelnde Schwimmbewegung, die größeren Arten sollen vorzugsweise an Seepflanzen kletternd vorkommen.

Von den Rotatorien sind besonders die Rotiferen auf ihre Be-

wegungsform untersucht und von JENNINGS (45) mit Infusorien verglichen worden. Die Bewegung der freischwimmenden Rotiferen durch ihren Wimperapparat entspricht mechanisch vollständig der Bewegungsweise der Infusorien. JENNINGS hebt nun hervor, daß die Rotiferen stets dorsalwärts, die Infusorien dagegen aboralwärts von der Geraden abweichen. Dadurch würden sich die Rotiferen stets in Kreiskurven bewegen müssen und im allgemeinen immer wieder an dieselbe Stelle zurückkehren. Nun findet aber gleichzeitig eine Drehung um die Längsachse statt, durch die die Kreisbewegung in Bewegung auf einer Schraubenlinie verwandelt wird. Die Schraubenlinie läuft aber bekanntlich nicht in sich selbst zurück, sondern führt nach beiden Richtungen in die Unendlichkeit fort. Nach dieser Darstellung erscheint es geradezu als ein sinnreicher Kunstgriff der Rotiferen, daß sie sich bei der Bewegung um ihre Längsachse drehen. BÜTSCHLI (19), der diese Verhältnisse bei den Flagellaten bespricht, hält sich indessen an eine sehr viel einfachere Auffassung, die in dem betreffenden Abschnitt wiedergegeben wird.

N. Echinodermen. Cölenteraten.

Von den Echinodermen sind hier nur die Haarsterne zu erwähnen, von denen PREYER angibt, daß sie mit langsamer Bewegung frei im Wasser schwimmen können (79a).

Von den Radiaria sind viele Arten in ihrer ausgebildeten Form festgewurzelt, daher sie auch den Namen Pflanzentiere, Zoophytae, haben. Auch von diesen sind aber die Larven zum größten Teil freischwimmend, wie z. B. bei den Schwämmen, deren Larven durch Cilienbewegung schwärmen. Ebenso bewegen sich die Ctenophoren mit Hilfe der Flimmerplättchen in ihren Rippenfurchen. CHUN (21) schreibt diesen zwar nur die untergeordnete Rolle zu, die Lage zu erhalten und zu ändern, EIMER (25) betrachtet sie dagegen als echte Lokomotionsorgane. Ueber die Form der Bewegung haben VERWORN (99) und KRUKENBERG (48) Beobachtungen gemacht, die indessen mehr auf die Reizleitung im System der Flimmerzellen als auf die Bewegungsmechanik Bezug haben. VERWORN (99) glaubt, daß bei *Cestum Veneris* neben der Flimmertätigkeit auch Muskelbewegung im Spiel sein könne. Eigentliche Schwimmbewegungen sind bei den Quallen in Form von Muskelkontraktionen der Schirmplatte ausgebildet. Für gewöhnlich pflegen die Quallen ohne merkliche Bewegung oder mit schwachen rhythmischen Kontraktionen an der Oberfläche zu treiben. Da aber jeder Abschnitt der unter dem Gallertschirm gelegenen Muskelplatte für sich zusammengezogen werden kann, stellt der ganze Schirm einen Ruderapparat vor, der in sehr mannigfacher Weise zur Fortbewegung benutzt werden kann, und tatsächlich unter verschiedenen Bedingungen von den Quallen in überraschend zweckmäßiger Weise gebraucht wird. Arbeitet eine Stelle des Mantelrandes stärker als die übrigen, so treibt sie diesen Teil des Tieres in die Höhe und wendet dadurch die Glocke um, so daß nunmehr ihre Wölbung nicht nach oben, sondern nach einer Seite oder gar nach unten steht. Wenn nun der ganze Muskelapparat gleichmäßig stoßweise arbeitet, schwimmt das Tier in der Richtung nach der die Wölbung steht, mit beträchtlicher Geschwindigkeit vorwärts. Die Tätigkeit der Glocke kann dabei, sofern es sich um die tiefen beutel-

artigen Formen, wie bei den Charybdeen, handelt, als die einer Reaktionsmaschine betrachtet werden, die sich durch den Widerstand des ausgestoßenen Wassers bewegt oder einfach als Ruderbewegung. Bemerkenswert ist in beiden Fällen die Art der Steuerung durch ungleiche Tätigkeit des entgegengesetzten Teiles des Schirmrandes.

Noch mehr als die Quallen, sind die Siphonophoren für die Ortsbewegung auf passives Treiben angewiesen. Sie bilden ein Beispiel für das Schwimmen von Organismen durch geringes spezifisches Gewicht, indem ihr Körper durch eine Gas enthaltende Luftkammer an der Oberfläche getragen wird. Diese Luftkammer ist bei einigen Arten mit Oeffnungen versehen, durch die der luftförmige Inhalt ausgetrieben werden kann. Ilyin (47) meint, daß den Luftbläschen außer der hydrostatischen, auch eine Rolle als Orientierungsorgan zukomme. Die als Schwimmglocken bezeichneten Anhänge bewirken nach Art der Quallenglocke ein geringes Maß von selbständiger Ortsbewegung. Viel stärker aber wirkt auf manche Arten, wie namentlich *Physalia*, der Wind ein. Die Luftblase von *Physalia* schwimmt hoch aus dem Wasser hervorstehend, und trägt auf dem Scheitel noch einen länglichen senkrechten Vorsprung, der geeignet ist, den Wind zu fangen. Die Seeleute nennen sie „spanische“ oder „portugiesische Reiter am Wind“ und sind der Ansicht, daß sie mit dem erwähnten segelartigen Vorsprung gegen den Wind lavieren. Tatsächlich lagen alle Exemplare, die ich zu sehen, Gelegenheit hatte, nach seemännischer Bezeichnung, „beim Winde“, es ist aber auch nicht gut möglich, daß ein Körper von der Form und Beschaffenheit von *Physalia* sich beim Treiben auf dem Meere in einer anderen Stellung sollte halten können. Denn durch den im Wasser herabhängenden Stamm ist die Luftblase gewissermaßen verankert, und durch die Ungleichförmigkeit ihrer Form muß sie sich schräg gegen den Wind stellen, so daß sie das Bild eines lavierenden Fahrzeuges gewährt.

O. Protozoen.

1. Statik.

Bei einigen Protozoen beobachtet man, ähnlich wie bei den Wasserschnecken, daß sie im Wasser bald auf- bald absteigen, ohne daß sie dabei Bewegungen machen. Verworn ist zu dem Ergebnis gekommen, daß diese Bewegungen für die Tiere von großer Bedeutung wären, indem sie dadurch die für ihre Bedürfnisse günstigsten Wasserschichten aufsuchten. Bei *Difflugia* und *Arcella* konnte er feststellen, daß sie, um aufzusteigen, Gasblasen entwickelten, die, an der Leibesmasse haftend, das ganze Tier hinauftragen. Dies hat schon früher auch Entz (27) und Engelmann (Pflügers Arch., 1882) an *Arcella* beobachtet. Aber auch Radiolarien zeigten dieselbe Erscheinung ohne die Absonderung von Gasblasen. Hier fand Verworn, daß sich im Rande der Leibessubstanz Vakuolen bilden, die, wie er annimmt, von spezifisch leichterer Flüssigkeit erfüllt sind, als das umgebende Seewasser. Diese Vakuolen spielen natürlich genau dieselbe Rolle wie Gasblasen.

Verworn äußert sich an dieser Stelle sehr absprechend über eine Hypothese von Eisner, der zufolge das Untersinken dieser und ähnlicher Organismen durch Verdichtung von Wasser im Innern des

Körpers hervorgerufen sein sollte. Verworn weist auf den ungeheuren Druck hin, der nötig sei, um Wasser nur um einen kleinen Bruchteil seines Rauminhaltes zusammenzudrücken. Dabei ist aber die von Quincke (81) entdeckte Tatsache unberücksichtigt geblieben, daß, wenn Wasser sich mit quellbaren Stoffen verbindet, tatsächlich eine sehr merkliche Verdichtung stattfindet. Man kann dies leicht nachprüfen, indem man einige Stücke trocknen Eiweißes, an einem gläsernen Schwimmer befestigt, in Wasser schwimmen läßt und den Schwimmer so belastet, daß er eben noch aus dem Wasser hervorsieht. Indem dann die Eiweißstücke quellen und die bei der Quellung stattfindende Verdichtung eintritt, sinkt der Schwimmer nach einiger Zeit unter. Messende Versuche zeigen, daß Eiweiß und Quellungswasser zusammen nach erfolgter Quellung um mehr als 1 Proz. weniger Raum einnehmen als vorher in getrenntem Zustande. Ich habe mich bemüht, nachzuweisen, daß auch das Wasser im tierischen Gewebe, wenigstens zum Teil, in diesem Verdichtungszustande ist (14). Demnach ist es durchaus nicht so ungereimt, wie Verworn es darstellt, sich vorzustellen, daß die Radiolarien ihr spezifisches Gewicht dadurch zu verändern imstande sind, daß sie den Quellungszustand ihres Eiweißes ändern, ja es ist, im Grunde genommen, ungefähr dasselbe, was Verworn selbst annimmt. In den Betrachtungen von Bütschli (19) ist auch nur davon die Rede, daß durch Aenderung des Wassergehaltes das spezifische Gewicht geändert werde, ohne daß irgendeine Erklärung gegeben wird, auf welche Weise das geschehen kann. Daneben weist aber Bütschli auf das Auftreten von „Oeltropfen“ im Protoplasma hin, die natürlich ähnlich wie Luftblasen wirken müssen.

Nach Pouchet (78) ist auch die Ortsbewegung von *Noctiluca* vorwiegend ein Auf- oder Absteigen durch Veränderung des spezifischen Gewichtes.

Ueber die Bedingungen, denen die Bewegungen solcher im Wasser „schwebender“ Tierkörper unterliegen, hat Ostwald (75) Untersuchungen angestellt. Seine allgemeinen Betrachtungen, bei denen die Größe der Oberfläche des betreffenden Körpers im Verhältnis zu seiner Masse ins Auge gefaßt wird, ruhen auf so einfachen Annahmen, daß sie kaum auf die tatsächlichen Verhältnisse übertragen werden können. Der Wasserwiderstand hängt eben nicht von der Größe der Oberfläche allein, sondern von allerhand Formeigenschaften des betreffenden Körpers ab. Ostwald führt daher auch für die weitere Erörterung den Begriff des „Formwiderstandes“ ein, der die gesamten Widerstände zusammenfaßt. Wichtiger ist der Hinweis, daß die Bewegungsgeschwindigkeit von der inneren Reibung der Flüssigkeit abhängig sei, da die innere Reibung sich bekanntlich mit der Temperatur ändert. Indessen ist dieser Einfluß nach den allgemeinen Erfahrungen der Hydrodynamik nicht bedeutend.

2. Dynamik.

Während die Rhizopoden beim Schwimmen im Wasser kaum merklicher aktiver Ortsbewegung fähig sind, stellen die Flimmerorgane der Infusorien außerordentlich wirksame Rudermaschinen dar. Bei manchen Arten freilich, wie bei *Noctiluca* und bei den Volvocinen, ist der Bewegungsapparat im Verhältnis zur Masse des Körpers so schwach, daß nur eine langsame Bewegung entstehen kann. Doch

sagt Stempell (94) von *Volvox*: „Ueber die Bewegung selbst sind häufig irrige Vorstellungen verbreitet worden. Dieselbe ist kein einfaches Umherkugeln im Wasser, sondern am besten mit der Fortbewegung der ciliaten Infusorien zu vergleichen. Einmal nämlich schiebt sich die schwach ellipsoïde Kugel annähernd in der Richtung ihrer Längsachse vorwärts und zweitens rotiert sie um die Längsachse.“ Von *Uroglena*, *Syncrypta* und *Synura* gibt Bütschli (19) an, daß sie sich kaum von der Stelle bewegen, sondern sich nur drehen und umherkugeln.

Von den mit endständigen, im Verhältnis zum Körper viel stärkeren Geißeln ausgerüsteten Flagellaten, gibt Bütschli an, daß sie fast ausnahmslos mit der Geißel voran schwimmen. Es ist also hier der Vergleich mit einem Ruder nicht recht passend, die Geißel verhält sich vielmehr einer Schiffsschraube ähnlich, die ja auch, beim Rückwärtslaufen des Schiffes, durch Zug wirkt.

Bei *Oxyrrhis* sind die Geißeln seitständig, wirken aber, indem sie nach vorn oder hinten umgeschlagen werden, in der Richtung der Längsachse. Bei *Nephroselmis* findet dagegen die Bewegung in der Querrichtung statt.

Die verschiedenen Arten der Flagellaten unterscheiden sich zum Teil auch durch bestimmte Bewegungsweise. So beschreiben *Chilomonas* und *Cyathomonas* enge Kreise, *Chlamydomonas* und *Euglena* bewegen sich in längeren gestreckten Bahnen.

Andere Arten vermögen nach Belieben geradlinig oder in krummen Bahnen zu schwimmen. Die zwangsmäßige Abweichung von der Geraden, die bei den genannten Arten und bei anderen vorkommt, führt Bütschli nach Nägeli (72) auf den asymmetrischen Bau zurück. Es ist klar, daß bei einer solchen krummlinigen Bewegung das Tier sich in annähernd geschlossenen Kreisen bewegen und folglich immer an einen und denselben Ort zurückkehren wird. Wie Jennings (45) betont, wird dies dadurch vermieden, daß zugleich mit der krummlinigen Ortsbewegung eine Rotation um die Längsachse auftritt, durch die die Abweichung fortwährend ihre Richtung ändert. Daraus entsteht Bewegung auf einer Schraubenlinie, die sich von dem Anfangspunkt immer mehr entfernt, so daß sie zu einer wirklichen Ortsveränderung führt. Die Angabe, daß statt der einfach krummen Bahn in Wirklichkeit eine Bahn in Schraubenform vorliege, hat auch schon Nägeli gemacht und eine einfache mechanische Erklärung dafür gegeben. Ebenso nämlich, wie eine Ungleichheit beider Seiten in bezug auf die Vorwärtsbewegung zu einer Bewegung auf krummer Bahn führen muß, muß auch jede Ungleichförmigkeit der Körperumrisse in der Richtung der Bewegung zu einem Drehungsmoment führen, das eine Rotation um die Längsachse erzeugen muß. Es ist ein vollkommener Irrtum, die geradlinige Bewegung, die allerdings die einfachste und übersichtlichste Form hat, auch für den einfachsten und darum häufigsten Fall zu halten. Im Gegenteil wird, wenn ein beliebig gestalteter Körper von irgendwo an ihm wirkenden Kräften durchs Wasser getrieben wird, nur in dem einzigen Fall geradlinige Bewegung stattfinden, daß die Resultante der Triebkräfte genau durch den Schwerpunkt der Wasserwiderstände geht, und auch in diesem Falle wird meist mit der Bewegung Rotation verbunden sein. In den unendlich vielen anderen Fällen wird Rotation und einseitiger Antrieb, also Schraubenbewegung,

auftreten. Es ist also geradezu eine Forderung aus den einfachsten mechanischen Gründen, daß die Bewegung solcher Organismen, bei denen der Bewegungsapparat nicht eine vollkommene willkürliche Bestimmung der Bewegungsrichtung zuläßt, in Schraubenlinien verlaufen muß.

Einige Beobachter geben an, daß die Drehung bei einer und derselben Art stets in gleichem Sinne verliefe, andere, daß die Schraubenlinie bald rechts, bald links gewunden sein könne. In letzterem Falle müßte man annehmen, daß die Richtung der Bewegung nicht von groben Asymmetrien der ganzen Körperform, sondern von Unterschieden in der Bewegung der Flimmerorgane herrühre, und daß diese veränderlich sei.

In allen den Fällen, in denen geradlinige und sozusagen willkürlich gesteuerte Bewegung beobachtet wird, muß diese ebenfalls durch geeignete Aenderungen in der Stärke der Ruderbewegungen erklärt werden. Hervorzuheben ist noch, daß man häufig beobachtet, daß die Bewegungsrichtung geradezu umgekehrt wird, was der Umkehrung des Cilienschlages beim Flimmerepithel entspricht. Ebenso steht die Bewegung oft, anscheinend nach der Willkür des Infusoriums, still, um in beliebiger Richtung wieder einzusetzen.

In bezug auf die Bewegung der Bacillariaceen und Diatomeen im Wasser betont Otto Müller (69), daß die Gleitbewegung, die durch Protoplasmaströme an der Oberfläche des Zellkörpers hervorgerufen wird, auch im Wasser zur Ortsbewegung diene. Eine Gallerthülle, wie sie Bütschli und Lauterborn annehmen, besteht nicht, ebensowenig werden Schleimfäden ausgestoßen, sondern diese Erscheinungen sind nur durch die Protoplasmaströme vorgetäuscht, die die benachbarte Flüssigkeit in Bewegung setzen, so daß die darin suspendierten Körnchen bestimmte Bahnen einschlagen. An *Stauroneis* und *Nitzschia* hat O. Müller das spezifische Gewicht zu 1,80 bestimmt und mit großer Sorgfalt den Wasserwiderstand berechnet, den der Körper bei der Bewegung finden würde. Bei einer Berechnung der Fläche, die der Plasmastrom dem Wasser darbietet, ergibt sich dann, daß die Plasmaströmung nur etwa $1\frac{1}{2}$mal so schnell zu sein braucht wie die Bewegung, die die ganze Zelle machen soll, um sie durch das Wasser fortzutreiben. Die Protoplasmaströmung kann also, entgegen der Ansicht von Lauterborn, als die Quelle des Antriebes beim Schwimmen der betreffenden Organismen angesehen werden.

Es ist noch einer sehr interessanten Erscheinung in bezug auf den Mechanismus des Schwimmens der Protozoen zu gedenken. Bei vielen Bacillenarten, am schönsten wohl beim Heubacillus (*Bacillus subtilis*), beobachtet man, daß eine Anzahl der Stäbchen, aneinandergereiht, sich gemeinschaftlich mit großer Kraft und Schnelligkeit bewegen. Sie schwimmen dabei unzweifelhaft schneller als die Einzelindividuen, die etwa 100 μ in der Sekunde zurücklegen. Oft ist eine solche Kette in schlängelnder Bewegung, wobei die einzelnen Glieder mit ihrer ganzen Seitenfläche zu gewaltigen Schlägen gegen das umgebende Wasser gezwungen werden.

Es könnte scheinen, als sei hierzu eine ganz besondere Einübung der Einzelindividuen nötig, da die mechanischen Bedingungen der Ortsbewegung in der Kette unzweifelhaft ganz andere sind, als die für die Bewegung einzelner Individuen. Hier ist aber zu bedenken, daß, wenn eine Kette schwimmt, durch jede Ungleichmäßigkeit, die zufällig

besteht, eine Schwingung in die Kette kommen muß. Wenn nun die Ungleichmäßigkeiten im Takte des Geißelschlages immer wiederkehren, und die Schwingungsdauer der Kette eine dazu passende Dauer hat, so wird ganz ohne irgendwelche spezifische Einübung der Einzelwesen das Bild der mit gewaltigen Gemeinschwingungen durch das Wasser sausenden Kette entstehen.

Offenbar ist es für die Leichtigkeit der Bewegung vorteilhaft, wenn sich mehrere Einzelbacillen der Länge nach aneinander schließen, denn der Querschnitt, von dem der Widerstand im Wasser hauptsächlich abhängt, bleibt dabei derselbe, während die Triebkraft aller einzelnen Glieder der ganzen Kette zugute kommt. Es ist aber durchaus nicht nötig, anzunehmen, daß dieser Gesichtspunkt der Erscheinung zugrunde liegt. Am wahrscheinlichsten ist vielmehr, daß die Bacillen aus morphologischen Gründen in Ketten zusammenhängen, und daß die mechanischen Wirkungen dieses Zusammenhanges nur zufällige Begleiterscheinungen sind.

Literatur.

Bewegung im Wasser.

1. **Ahlborn**, *Ueber die Bedeutung der Heterocerkie. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 61 (1895).*
2. **Anthony**, *in Bull. Mus. Oceanogr., 1906, No. 35.*
3. **Arnott**, *Elements of physics, 1876. (Zit. nach Thomas.)*
4. **d'Arsonval, Chauveau, Gariel, Marey**, *Traité de physique biologique, Paris 1901.*
5. **Auerbach**, *Das Schwimmen, Berlin 1873.*
6. **Baglioni**, *Zur Physiologie der Schwimmblase. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 8 (1908), p. 1.*
7. — *Ueber die Bewegungen von Argonauta argo. Ztschr. f. Biol., Bd. 52, p. 107.*
8. **Beck**, *Die Haftscheibe der Echeneis. Inaug.-Diss. Bern, 1878.*
9. **Berg**, *Neue Palustra-Arten, deren Raupen im Wasser leben. Stettin. entomol. Ztschr., 1878, p. 221.*
10. **Bergmann** und **Leuckart**, *Anatomisch-physiologische Uebersicht des Tierreiches, Stuttgart 1850.*
11. **Bethe**, *Vergleichende Untersuchungen über die Formation des Zentralnervensystems der Arthropoden. Pflügers Arch., Bd. 68 (1897), p. 455.*
12. **du Bois-Reymond**, *Zur Naturgeschichte der Seeschlange. Naturw. Rundschau, Bd. 13 (1898), p. 486.*
13. — *Zur Physiologie des Schwimmens. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1905, p. 262.*
14. — *Quellungsvorgang und Gewebsflüssigkeit. Sitz.-ber. d. Gesellsch. naturf. Freunde, 1903, p. 361, und Verhandl. d. Naturf.-Vers. zu Cassel.*
15. **Borelli**, *De motu animalium, Lugduni 1710.*
16. **Brehm**, *Tierleben.*
17. **v. Brücke**, *Vorlesungen über Physiologie, 3. Aufl., Wien 1881, p. 533.*
18. **Burmeister**, *Handbuch der Entomologie, Bd. 1 (1832).*
19. **Bütschli**, *Protozoen, in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches.*
20. **Car**, *Mechanismus der Lokomotion bei den Pulmonaten. Biol. Ctbl., Bd. 17 (1897), p. 426. (Mit reichlichem Literaturverzeichnis.)*
21. **Chun**, *Das Nerven- und das Muskelsystem der Rippenquallen. Abhandl. d. Sächs. Ges. d. Wiss., Bd. 11 (1878).*
22. **Claus**, *Lehrbuch der Zoologie, Leipzig 1885.*
23. **Darwin**, *A naturalist's voyage round the world, London 1879.*
24. **Deineka**, *Bau der Schwimmblase. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 78, p. 149. (Umfassende Literaturangaben.)*
25. **Eimer**, *Die Medusen, physiologisch und morphologisch auf ihr Nervensystem untersucht. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 47 (1880), p. 213.*
26. — *Die Medusen, Tübingen 1878.*

27. **Entz,** *Die Gasentwicklung im Protoplasma lebender Protisten. Zool. Anz., Bd. 1 (1878), p. 248.*
28. **Fischer,** *Note sur la natation de Pecten maximus. Journ. de Conchyliologie, Paris, T. 17 (1869), p. 121, und Manuel de Conchyliologie, Paris 1885.*
29. **Fountain,** *The great mountains and forests of South America, London 1902, p. 165 u. 194.*
30. **Friedrich,** *Ueber eine an der Wasseroberfläche kriechende Cyclas und die dabei auftretende Schleimabsonderung. Verhandl. d. Ges. naturf. Freunde, 1908, p. 38.*
31. **Friedrichs,** *Vollständige Naturgeschichte der Zimmer-, Haus- und Jagdvögel, Stuttgart 1876, p. 602.*
32. **Gädke,** *Die Vogelwarte Helgoland, 1891.*
33. **Gruber,** *Die Insekten, München 1877.*
34. **Gujart,** *Gastéropodes opisthobranches. Mém. Soc. Zool. de France, T. 14 (1901), p. 77.*
35. **Günther,** *An introduction to the study of fishes, Edinburg 1880.*
36. **Gutsmuths,** *Kleines Lehrbuch der Schwimmkunst, Weimar 1833.*
37. **Haempel,** *Funktion der Schwimmblase. Zool. Anz., Bd. 34, p. 381.*
38. **Harting,** *Le physomètre etc. Arch. néerland., T. 7 (1872).*
39. **Heck, Matschie, v. Martens, Dürigen, Staby, Krieghoff,** *Das Tierreich, Neudamm 1894.*
40. **Heinroth,** *Beobachtungen bei einem Einbürgerungsversuch mit der Brautente. Journ. f. Ornithol., Bd. 58 (1910), p. 107.*
41. **Hensen,** *Zeugung, in Hermanns Handbuch, Bd. 6 (1881), p. 90.*
42. **Hill,** *Further experiments on the influence of gravity on the circulation. Journ. of Physiol., Vol. 23, Suppl.*
43. **Hirth,** *Anleitung zum Schwimmen und Baden, Leipzig 1877.*
44. **Jaeger,** *Die Physiologie und Morphologie der Schwimmblase der Fische. Pflügers Arch., Bd. 94 (1903), p. 65.*
45. **Jennings,** *Contributions to the study of the behavior of lower organisms, Washington 1904.*
46. **Ishihara,** *Ueber die Flossenbewegung des Seepferdchens. Pflügers Arch., Bd. 109 (1905), p. 300.*
47. **Ilyin,** *Die Rolle des hydrostatischen Bläschens bei den Siphonophoren. Ctbl. f. Physiol., Bd. 14 (1900), p. 361.*
48. **Krukenberg,** *Vergleichend-physiologische Studien, Heidelberg, Bd. 2 (1880).*
49. **Kükenthal,** *Die Wale der Arctis, in Fauna arctica von Römer und Schaudinn, Bd. 1.*
50. — *Ueber die Anpassung von Säugetieren an das Leben im Wasser. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Bd. 5 (1890).*
51. **Lanchester,** *Aerial flight, London 1908.*
52. **Lauterborn,** *Protozoenstudien. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 60, p. 236.*
53. **Lichtenstein,** *Einige Bemerkungen an lebenden Cephalopoden. Arch. f. Naturgesch., Bd. 2 (1836), p. 120.*
54. **Liebreich,** *Ueber die physiologische Funktion der Schwimmblase bei Fischen. Verh. d. Physiol. Ges. zu Berlin, 1890, Heft 4, 8, 9, p. 2, und Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1890.*
55. **Lilienthal, O.,** *Der Vogelflug als Grundlage der Fliegekunst, Berlin 1889.*
56. **Luca,** *Recherches sur les rapports qui existent entre le poids des divers os du squelette de la Baleine des Basques. Compt. rend. de l'Acad., T. 87 (1878), p. 261.*
57. **Lubbock,** *Linn. Soc. Transact., Vol. 24, p. 135.*
58. **Lübsen,** *Einleitung in die Mechanik, Leipzig 1876.*
59. **Marey,** *Des mouvements de la natation de l'anguille etc. Compt. rend. de l'Acad., T. 107, p. 643.*
60. — *Des mouvements de natation de la raie. Ebenda, T. 116 (1893).*
61. — *in d'Arsonvals Traité de physique biologique, Paris, T. 1 (1901), p. 259.*
62. **Mengarini,** *Ueber die Gase in der Schwimmblase der Fische. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1889, p. 57.*
63. **v. Meyer,** *Statik und Mechanik des menschlichen Knochengerüstes, Leipzig 1873.*
64. **Meyer** und **Möbius,** *Fauna der Kieler Bucht, Bd. 1 (1865), p. 77.*
65. **Mies,** *Ueber das spezifische Gewicht des menschlichen Körpers. Verh. d. Naturf.-Vers. zu Düsseldorf 1898, und Virch. Arch., Bd. 157 (1899), p. 90.*

66. **Milne-Edwards,** *Leçons de physiologie comparée.*
67. **Moreau,** *Recherches expérimentales sur les formations de la vessie natative. Ann. des Sc. nat., Sér. 6, T. 4 (1876), p. 85.*
68. **Müller,** *Handbuch der Physiologie, Koblenz 1855.*
69. — **Otto,** *Die Ortsbewegung der Bacillariaceae betreffend. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 11, p. 571.*
70. — **-Pouillet,** *Lehrbuch der Physik, 9. Aufl., Braunschweig 1886.*
71. **Munk,** *Ueber die Funktionen des Kleinhirns. Sitz.-ber. d. K. preuß. Ak. d. Wiss. zu Berlin, 1908, p. 294.*
72. **Nägeli,** *Pflanzenphysiologische Untersuchungen, 1855.*
73. **Olshausen,** *Geschwindigkeiten in der organischen und unorganischen Welt usw., Hamburg 1903.*
74. **Ortmann,** *vgl. Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 5, 2.*
75. **Ostwald,** *Zur Theorie der Schwebevorgänge. Pflügers Arch., Bd. 94 (1903), p. 251,*
76. **Owen,** *Anatomy of Vertebrates, London 1866.*
77. **Pettigrew,** *Animal locomotion, Edinburg 1873.*
78. **Pouchet,** *Histologie des Noctiluques. Journ. de l'Anat. et de Physiol., T. 26 (1890), p. 104.*
79. **Power,** *Bemerkungen an dem Tiere von Argonauta argo. Arch. f. Naturgesch., Bd. 11 (1845).*
79a) **Preyer, W.,** *Ueber die Bewegung der Seesterne. Mitteil. d. Zool. Stat. Neapel, Bd. 7 (1886—87). p. 27 u. 191.*
80. **Pütter,** *Flimmerbewegung, in Ergebnisse der Physiologie, Bd. 2 (1903), Heft 1.*
81. **Quincke,** *Ueber die Quellung. Pflügers Arch., Bd. 3 (1871), p. 332.*
82. **Rawitz,** *Kehlkopf und Nase von Phocaena communis. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 17 (1900) (s. Literaturverz.)*
83. **Regnard,** *Dynamomètre permettant de mesurer la puissance musculaire de l'appareil caudal du poisson. Sur un dispositif qui permet de mesurer la vitesse de translation d'un poisson se mouvant dans l'eau. Compt. rend. Soc. de Biol. de Paris, 1893, p. 80 u. 81.*
84. **Roth,** *Zur Kenntnis der Bewegungen der Spermien. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1904, p. 369.*
85. **Roux,** *Struktur der Schwanzflosse des Delphin. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., 1883.*
86. **Rüppell,** *Beiträge zur Naturgeschichte des Papiernautilus. Arch. f. Naturgesch., Bd. 18 (1851), p. 229.*
87. **Sanderson,** *Thirteen years among the wild beasts of India, London 1878.*
88. **Schneider,** *Amphioxus lanceolatus. Ann. of Nat. Hist., Vol. 1 (1878).*
89. **Schulz** *and* **Hammar,** *The new Africa, London 1897.*
90. **Schulze, F. E.,** *Ueber die Abwärtsbiegung des Schwanzteiles der Wirbelsäule bei Ichthyosaurus. Sitz.-ber. d. Berl. Akad., 1894, p. 1133.*
91. **Seeliger,** *in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches.*
92. **Siedlecki,** *Zur Kenntnis des javanischen Flugfrosches. Biol. Ctrbl., Bd. 29 (1909), p. 704.*
93. **Spears,** *On the flight of oceanic birds. Nature, Vol. 43 (1891), p. 223.*
94. **Stempell,** *Beobachtungen an Volvox aureus Ehrenb. (minor Stein). Zool. Anz., Bd. 30 (1906), p. 535.*
95. **Strasser,** *Zur Lehre von der Ortsbewegung der Fische durch Biegungen des Leibes und der unpaaren Flossen, Stuttgart 1882.*
96. **Thilo,** *Die Bedeutung der Weberschen Knöchelchen usw. Zool. Anz., Bd. 32, p. 589 u. 777.*
97. — *Das Schwinden der Schwimmblase bei den Schollen. Zool. Anz., Bd. 31 (1907), p. 393.*
98. **Thomas, R.,** *Swimming, London 1904.*
99. **Verworn,** *Studien zur Physiologie der Flimmerbewegung. Pflügers Arch., Bd. 48, p. 149, und Bd. 50, p. 427.*
100. **Vles,** *Sur le mécanisme de la nage de Pecten. Compt. rend. de l'Acad., T. 143, p. 611.*
101. **Warrington,** *Amer. Mag. Natur. Hist., Vol. 15 (1855).*
102. **Werner,** *Gibt es phylogenetisch bedeutungsvolle Bewegungen? Biol. Ctrbl., Bd. 29 (1909), p. 322.*

Dritter Teil.

Die Bewegung der Tiere durch die Luft.

I. Die Bedingungen für das Fliegen im allgemeinen.

Die Bewegung der Tiere durch die Luft wird im allgemeinen als Fliegen bezeichnet. Dies Wort umfaßt eine ganze Reihe Bewegungsweisen, die sich durch die mechanischen Bedingungen ihres Entstehens wesentlich unterscheiden.

Im allerweitesten Sinne kann auch vom Fliegen eines in die Luft geworfenen Körpers gesprochen werden. Im engeren Sinne aber bedeutet das Wort „Fliegen“ nur eine solche Bewegung in der Luft, bei der der fliegende Körper von der umgebenden Luft unterstützt wird.

Der Flug in diesem eigentlichen Sinne kann auf verschiedene Arten zustande kommen, die denen vergleichbar sind, die beim Schwimmen auf und im Wasser unterschieden worden sind. Es wird nützlich sein, die Unterscheidung dieser verschiedenen Arten des Fluges genau auszuführen und zu bezeichnen. Die verschiedenen Bedingungen des Fliegens sind folgende:

A. Der Körper kann spezifisch leichter sein, als die umgebende Luft, so daß er von ihr gehoben wird. Beispiel: Fliegen des Luftballons. Bezeichnung: Schwimmen auf der Luft.

Diese Art des Fliegens kann für das Fliegen der Tiere höchstens als ein ganz untergeordnetes Hilfsmittel in Betracht gezogen werden.

B. Der Körper kann sich durch Arbeit mit Flügeln in der Luft halten. Beispiel: Flug eines Huhnes, einer Ente, einer Fliege. Bezeichnung: Flattern, Ruderflug.

Dies Fliegen im eigentlichsten Sinne ist bei allen wahren Flugtieren ausgebildet, meistens aber mit der folgenden Art gemischt.

C. Der Körper kann durch die Widerstände, die er bei Horizontalbewegung an der Luft erfährt, oder die durch Luftbewegungen an ihm entstehen, unterstützt und gehoben werden. Beispiel: Flug eines Aeroplans, eines Flugfisches, eines kreisenden Raubvogels. Bezeichnung: Gleitflug, Segelflug (Drachenflug).

Diese Art des Fluges kommt für viele Tierarten ausschließlich in Betracht und dient daneben fast allen Tieren, die Ruderflug ausüben, als Hilfsmittel.

D. Der Vollständigkeit halber sei noch der Flug der Rakete erwähnt, der dadurch entsteht, daß die Explosion des Pulversatzes nach unten wirkt und den Körper der Rakete durch den Rückstoß nach oben treibt. In der Luft kann diese Art des Fluges als eine Abart des Ruderfluges gelten. Im leeren Raum würde sich eine Rakete zwar auch bewegen, aber ohne daß sich der Gesamtschwerpunkt ihrer Masse ändert. Die Bewegung würde nur dadurch vorgetäuscht, daß man nur einen Teil der ganzen Rakete, nämlich die Hülse, ins Auge faßt und den rückwärts geschleuderten Brandsatz außer acht läßt. Diese Art der Bewegung kommt im Tierreich nicht vor.

Es mögen nun die physikalischen Bedingungen dieser verschiedenen Arten Flug etwas ausführlicher betrachtet werden.

A. Das Schwimmen auf der Luft.

Man findet oft, daß in Berichten (21) über Flugversuche des Menschen und in Hypothesen über den Flug von Tieren dem fliegenden System ein im Vergleich zur Luft geringes spezifisches Gewicht zugeschrieben wird, während schon eine ganz oberflächliche Schätzung zeigt, daß dies unmöglich zutreffen kann. Ein Kubikmeter Luft wiegt bei 0° und 760 mm Barometerdruck 1,2931 kg. Selbst ein völlig gewichtloser Stoff kann also niemals mehr Auftrieb gewähren als 1,2931 kg auf den Kubikmeter.

Wenn, wie beim Luftballon, die Luft durch Gas verdrängt wird, hat im günstigsten Falle, nämlich beim Wasserstoffgas, der Kubikmeter Gas, der an die Stelle der Luft tritt, 0,08952 kg Gewicht, es bleibt also nur etwa 1,2 kg Auftrieb übrig. Dazu kommt, daß die Verdrängung der Luft durch das Gas sich praktisch nur verwirklichen und ausnutzen läßt, wenn das Gas in eine Hülle eingeschlossen ist, deren Gewicht den nutzbaren Auftrieb herabsetzt.

Wird die Luft statt durch andere Gase durch erwärmte und dadurch ausgedehnte und mithin leichter gemachte Luft verdrängt, so erhält man unter praktisch möglichen Bedingungen ein noch viel ungünstigeres Ergebnis. Für jeden Grad, um den die Luft erwärmt wird, dehnt sie sich um 0,00367 ihres Volums bei 0° aus. Ein Kubikmeter Luft, von 0° auf 10° gebracht, nimmt also 1,037 Kubikmeter Raum ein, ohne mehr zu wiegen. Es werden also 37 l Luft verdrängt, deren Gewicht, 37mal 1,29 g = 48 g, den ganzen Auftrieb des um 10° erwärmten Kubikmeters Luft ausmacht. Erst wenn die Erwärmung mehrere hundert Grad erreicht, erhält man Werte für den Auftrieb, die denen der leichteren Gasarten gleich sind.

B. Ruderflug.

Für den Ruderflug gelten im allgemeinen dieselben Grundsätze, die im vorigen Teil für die Wirkungsweise der Schwimmstöße angeführt worden sind.

Der Widerstand der Luft gegen die Bewegung einer ebenen Fläche, normal zu ihrer Ausdehnung, ist nicht genau bekannt und hängt auch von der Form der Fläche ab.

Auffälligerweise ergeben die Versuche verschiedenen Widerstand für den Fall, daß der Druck des Windes auf eine stillstehende Fläche gemessen wird, und den Fall, daß der Widerstand ruhender Luft gegen die Bewegung einer Fläche gemessen wird. Dies rührt von der Ungleichförmigkeit der Luftströmung des Windes her (41).

Die Versuche mit Bewegung von Flächen in ruhender Luft ergeben annähernd die Formel $P = 0{,}009\ V^2$, in der P den Widerstand in Gramm pro Quadratzentimeter und V die Geschwindigkeit bedeutet. Die Formel zeigt an, daß der Widerstand dem Quadrate der Geschwindigkeit proportional ist. (Bei Geschwindigkeiten von der Größenordnung der Schallgeschwindigkeit, 300 m und darüber, nimmt der Widerstand noch schneller zu [41, Bd. 1, p. 134].)

Wird die Fläche nicht normal zu ihrer Ausdehnung, sondern mit einer gegebenen Neigung gegen die Luft bewegt, so ändert sich der Widerstand in sehr verwickelter Weise. Der Druck auf die verschiedenen Teile der Fläche ist nicht mehr gleich, sondern der auf den

vorangehenden Teil der Fläche ist stärker, so daß, wenn die Wirkung des Druckes durch eine in einem Punkt der Fläche wirkende Resultante dargestellt werden soll, dieser Punkt nicht in die geometrische Mitte der Fläche, sondern näher an die vordere Kante fällt, und zwar um so mehr, je stärker die Fläche von der normalen Stellung abweicht, und je schneller sie bewegt wird.

Der Gesamtwiderstand gegen die Bewegung der schrägen Fläche ist natürlich kleiner als der gegen die normale Fläche, und zwar, nach theoretischen Erwägungen, im Verhältnis des Quadrates des Sinus. Für eine Fläche, die in normaler Richtung den Widerstand W findet, wäre demnach, wenn sie unter dem Winkel β gegen die Luft bewegt wird, der Widerstand $= W \cdot \sin^2 \beta$. In Wirklichkeit hat man stets beträchtlich höhere Werte gefunden, weil neben den in der Theorie berücksichtigten Widerstandskräften auch eine Saugwirkung an der hinteren Seite der Fläche und außerdem noch die Reibung der Luft an der Fläche und der Einfluß von Luftwirbeln am vorderen und hinteren Rande mitspielt. Ferner kommt für die Größe des Widerstandes wiederum die Gestalt der Fläche in Betracht. Diese Angaben über den Luftwiderstand bewegter Flächen im allgemeinen werden in dem nachfolgenden Abschnitt über den Segelflug noch zu ergänzen sein.

Für den Ruderflug, bei dem die Flügelflächen sich um eine relativ feste Achse drehen, also Winkelbewegungen machen, gelten noch andere Gesetze als für die geradlinige Bewegung von Flächen. Es ist klar, daß bei dem Flügelschlage die am weitesten von der Achse entfernten Teile der Flügelfläche, also die Spitze des Flügels, sich schneller gegen die Luft bewegen als die näher an der Achse gelegenen. Hieraus geht hervor, daß bei gleichem Flächeninhalt der Flügel sehr verschieden stark wirken wird, je nachdem er länger oder kürzer ist. Ein kurzer breiter Flügel bewegt sich bei gleicher Zeitdauer des Schlages in allen seinen Teilen verhältnismäßig langsam durch die Luft. Ein langer schmaler Flügel von gleicher Flächengröße hat bei derselben Schlagdauer eine viel stärkere Wirkung, weil die der Spitze näheren Teile der Fläche einen viel größeren Kreisbogen in derselben Zeit beschreiben, also viel schneller gegen die Luft bewegt werden.

Aus derselben Betrachtung geht hervor, daß, wenn der Gesamtwiderstand, den die Flügelfläche beim Schlage in der Luft findet, in einem Punkt vereinigt gedacht werden soll, dieser Punkt nicht etwa einfach in der Mitte der Fläche angenommen werden darf. Es muß vielmehr dieser Punkt, „Druckmittelpunkt", viel weiter nach der Spitze zu verlegt werden, weil ja die Spitze, die sich mit größerer Geschwindigkeit bewegt, einem stärkeren Druck ausgesetzt ist. Für ein Rechteck würde die Lage beispielsweise auf drei Viertel der Länge fallen, wenn man einfach den Luftwiderstand der einzelnen Flächenstücke und deren Geschwindigkeit in Rechnung bringt. Diese Art der Berechnung ist aber nur eine Annäherung, denn in Wirklichkeit sind die Druckwirkungen der einzelnen Abschnitte des Flügels nicht unabhängig voneinander, sondern die Luft, die einem Teile des Flügels ausweicht, staut sich gegen die benachbarten. So entsteht beim Flügelschlag in Wirklichkeit ein Luftwiderstand, der sich vorläufig der theoretischen Berechnung überhaupt entzieht und über den auch praktische Messungen bisher nur wenige vorliegen (39, 70).

Im allgemeinen läßt sich nach LILIENTHALs Versuchen (46) sagen, daß der Luftwiderstand beim Flügelschlage in Wirklichkeit größer

ausfällt, als sich nach der oben erwähnten angenäherten Rechnungsweise ergibt.

Den Einfluß der Flügelform haben trotz dieser Unsicherheit schon die meisten Beobachter mit Recht hervorgehoben: sicherlich muß ein langer und schmaler Flügel einem kurzen und breiten überlegen sein. Auch die verschiedene Wölbung des Flügels in Längs- und Querrichtung und die Veränderung dieser Krümmungen während des Schlages (55, 83) haben jedenfalls wesentlichen Einfluß, über den aber vorläufig nichts Bestimmtes angegeben werden kann.

Für den Ruderflug kommt außerdem in Betracht, daß sich der niedergehende Flügel gleichzeitig durch die Gesamtbewegung des fliegenden Körpers vorwärts bewegt. Dadurch entsteht eine neue Bedingung, über die sich theoretisch noch nichts aussagen läßt. Durch Versuche hat Marey (49) festgestellt, daß dabei der Widerstand, den der Flügel findet, und mithin auch die Nutzwirkung des Flügelschlages beträchtlich erhöht wird (49, p. 250). Wenn nämlich ein Apparat, der einen Flügel in weniger als $1/_3$ Sekunde mit einer gegebenen Kraft abwärts schlug, mit einer Geschwindigkeit von 3 mm in wagerechter Richtung bewegt wurde, dauerte nunmehr der Flügelschlag die doppelte Zeit, und bei 5,5 m eine ganze Sekunde. Bei großer Geschwindigkeit und gleichem Antrieb war auch der Ausschlag des Flügels beträchtlich geringer.

Es sind viele Versuche gemacht worden, trotz der erwähnten Schwierigkeiten die Arbeit zu berechnen, die ein Vogel oder ein Flugapparat leisten muß, um sich in der Luft zu halten. Von wieviel einzelnen Umständen die Größe dieser Arbeit abhängt, geht deutlich aus einer Formel hervor, die Kamenew (38) aufgestellt hat. Sie lautet folgendermaßen: Sei T die Arbeit, V die Geschwindigkeit, $\frac{n}{m}$ das Zeitverhältnis der Auf- und Niederbewegung der Flügel, P das Gewicht des ganzen Vogels, P_1 das der Flügel, R der Stirnwiderstand, ϑ ein Winkel von weniger als 1^0, so ist:

$$T = V \left[\frac{1}{1 + \frac{n}{m}} (0{,}8\ P + 0{,}2\ P_1) \sin \vartheta + R\right].$$

Für den Storch findet Kamenew 0,58, für die Taube 0,158 mks.

Krarup-Hansen (39) berechnet die Arbeit der Taube bei 250 g Gewicht auf $1/_{60}$ Pferdekraft, also mehr als 1 mks.

Marey (52) findet für die Möve 0,766 mks, wozu noch 0,4 mks für die Flügelhebungen hinzukommt, also ebenfalls über 1 mks.

Richet (72) ist dagegen durch Untersuchungen über den Gaswechsel der Vögel zu dem Schluß gekommen, daß, auf 1 kg berechnet, die Flugarbeit nur etwa 0,5 mks betragen könne.

Dieser Annahme stimmt Gildemeister (28) bei, der in neuester Zeit eine kritische Sichtung der verschiedenen Berechnungsweisen vorgenommen hat.

Milla (55) behauptet, auf Grund einer Berechnung des zum Schweben erforderlichen Winddruckes, der er für den Ruderflug eine entsprechende Korrektur beifügt, zu erheblich niedrigeren Werten zu kommen, und gibt auch für den Mäusebussard von 1,036 kg Gewicht nur 0,7 mks an. Für Storch und Albatroß führen aber seine Zahlen zu den unwahrscheinlich hohen Werten von $1/_{25}$ und gar $1/_6$ Pferdekraft.

Wie MOUILLARD (56) wiederholt betont, ist es für den Fortschritt in der Erforschung des tierischen Fluges offenbar hinderlich gewesen, daß sich die Untersucher vorwiegend mit dem Ruderflug beschäftigt haben, der so außerordentlich verwickelte Bedingungen darbietet. Auch LANCHESTER (41) setzt auseinander, daß man den Flug der Tiere am besten vorläufig als Segelflug auffaßt, wobei dann die hebende oder vorwärtstreibende Kraft der Flügelschläge aus dem Unterschiede ersehen werden kann, den die wirkliche Flugbahn gegenüber der des theoretischen reinen Segelfluges aufweist. Bei diesem Verfahren fällt der Schwerpunkt der Untersuchung auf die Erforschung des Segelfluges.

C. Segelflug.

1. Segelflug in gerader Richtung.

Der Segelflug beruht darauf, daß eine schräg gestellte Flügelfläche, wenn sie mit dem höheren Rande voran in wagerechter Richtung durch die Luft getrieben wird, einen Auftrieb erfährt. Nach LILIENTHALS (46) Entdeckung ist dieser Auftrieb bei gewölbten Flächen unvergleichlich viel stärker als bei ebenen Flächen.

Nach neueren Bestimmungen der Göttinger Versuchsanstalt für Flugtechnik kann im günstigsten Fall der Auftrieb beim Anprall eines wagerechten Luftstromes gegen eine geneigte gewölbte Fläche 12- bis 13mal so groß sein, wie der wagerechte Widerstand oder Rücktrieb (69). Demnach braucht unter günstigen Bedingungen ein Vogel, um sein eigenes Gewicht durch den Auftrieb seiner gewölbten Flügelflächen zu tragen, sich nur einen wagerechten Antrieb zu erteilen, dessen Stärke einem Zwölftel oder gar einem Dreizehntel seines eigenen Gewichts gleichkommt.

Es hat sich bei dieser Art Messung ferner gezeigt, daß es keinen Nutzen gewährt, die Flügelfläche in der Richtung der Bewegung über ein gewisses Maß hinaus zu verbreitern, weil die einmal nach unten abgelenkte Luft keinen weiteren Auftrieb hergibt und die fortgesetzte Reibung an einer größeren Fläche nur eine unnütze Vermehrung des Stirnwiderstandes erzeugt. Ferner hat sich ergeben, daß eine am Vorderrande dickere Flügelfläche, die am hinteren Rande dünn ausläuft, geringeren Stirnwiderstand bietet, als eine gleichmäßig dicke Fläche. Diese Befunde entsprechen dem, was man an der Gestalt der Vogelflügel wahrnimmt, die alle in der Richtung des Fluges kürzer sind als in der Querrichtung und alle vorn verdickte Ränder haben.

Diese Ergebnisse führen zu einer ganz neuen Auffassung des Vogelfluges, die LANCHESTER (41) in seinem Werke über Aerodynamik vertritt, nämlich zu der, daß die Flügelschläge nur als Antriebskraft für den Segelflug anzusehen sind. Um die Bedingungen, unter denen der Vogel fliegt, kennen zu lernen, soll man demnach erst untersuchen, unter welchen Bedingungen der Vogelkörper sich segelnd in der Luft halten kann. Die Theorie des Segelfluges ist nun von LANCHESTER ausgebaut worden, indem er zunächst nachgewiesen hat, daß eine beliebige ebene Segelfläche in ruhender Luft in gleichförmigem Segelflug stabil beharren kann, wenn nur ihr Schwerpunkt an der richtigen Stelle gelegen ist.

Schon Mouillard (67) hatte gefunden, daß der Auftrieb an einer segelnden Fläche mit zunehmender Geschwindigkeit immer stärker auf den vorderen Teil wirkt (vgl. p. 203 oben), hatte aber sonderbarerweise die Ursache dieser Erscheinung nicht in einer Aenderung des Auftriebes, sondern in der Hypothese gesucht, daß die Lage des Schwerpunktes sich bei der Flugbewegung ändere.

Ebenso ändert sich die Angriffsweise des Auftriebes mit zunehmender Neigung der Segelfläche. Denkt man sich die Fläche normal gegen den Wind bewegt, so liegt der Schwerpunkt des Luftwiderstandes in der Mitte der Fläche. Wird der vordere Rand der Fläche auf den Wind zu geneigt, so verschiebt sich der Schwerpunkt des Luftwiderstandes nach dem vorderen Rande zu (vgl. p. 203).

Dies führt dazu, daß eine materielle Segelfläche, ein Fliegermodell, dessen Schwerpunkt nahe am vorderen Rande der Flügel gelegen ist, sich selbsttätig auf diejenige Neigung einstellt, bei der der Schwerpunkt des Auftriebes sich mit dem Massenschwerpunkt deckt. Denn ist die Neigung zu flach, so rückt der Schwerpunkt des Auftriebes weiter nach vorn und wirkt hebend auf den vorderen Rand; ist aber die Neigung zu steil, so rückt der Schwerpunkt des Auftriebes hinter den Massenschwerpunkt und wirkt hebend auf den hinteren Rand, so daß er die Neigung geringer macht.

Eine ähnliche selbsttätige Regulierung findet in bezug auf Drehungen um die Senkrechte statt, denn mit einer solchen Drehung ist stets eine Aenderung der Geschwindigkeit auf beiden Seiten der Drehungsachse verbunden, und diese führt zu einer Aenderung des Auftriebes, durch die wiederum die ganze Segelfläche aus ihrer Richtung abgelenkt wird, so daß sie zu der neuen Richtung wieder die normale Orientierung hat (41).

Bei dem Versuche mit wirklichen Modellen gibt sich die selbsttätige Einstellung dadurch zu erkennen, daß das Modell im freien Gleitfluge eine Kurve aus immer kleiner werdenden Wellen beschreibt, die schließlich in eine geradlinig geneigte Bahn übergeht.

Für den Vogelflug ist aus diesen Ergebnissen zu folgern, daß es im allgemeinen keiner willkürlichen oder reflektorischen Tätigkeit des Vogels bedarf, um im Segelflug im Gleichgewicht zu bleiben (41).

Für jeden Gleitflieger gibt es eine bestimmte Geschwindigkeit, bei der Auftrieb und Schwerkraft einander genau aufheben, so daß sich eine wagerechte geradlinige Flugbahn ergibt. Bei anderer Neigung oder anderer Geschwindigkeit treten durch die oben besprochene Aenderung des Auftriebes Veränderungen in der Stellung des Fliegers ein, die zu bestimmten gesetzmäßigen Aenderungen der Flugbahn führen. Es ist Lanchester gelungen, die Gesetze dieser Aenderungen zu ermitteln und die Form der Flugbahn unter gewissen vereinfachenden Voraussetzungen zu konstruieren.

Die Konstruktion geht von einer Horizontalen aus, die eine bestimmte Höhenlage bezeichnet. In jedem Punkte der konstruierten Flugbahnen ist die Geschwindigkeit des Fluges gleich der Fallhöhe von dieser Horizontalen an. Die Kurventafel (Fig. 69) zeigt, daß für eine gewisse Neigung der Fläche und eine bestimmte Geschwindigkeit (*1* der Figur) die Flugbahn eine Gerade darstellt. Beginnt der Flug mit geringerer Geschwindigkeit, wie sie der Gipfel der Kurve *2* der Figur andeutet, so senkt sich zunächst die Bahn. Durch die Ab-

wärtsbewegung nimmt aber die Geschwindigkeit zu, so daß alsbald wieder eine Neigung eintritt. Dasselbe zeigt in stärkerem Grade die Kurve *3*. Zwischen *3* und *4* ist der Fall einzuschalten, daß der Flug mit senkrechtem Fall beginnt. Dabei hat die Flugbahn die Form eines Halbkreises, dessen Radius gleich der dreifachen Fallhöhe, die der Geschwindigkeit für geradlinige Flugbewegung entspricht. An Stelle der flachen Wellen von *2* und der steileren von *3* tritt in diesem Fall eine senkrecht aufsteigende Spitze, die das Ende des einen und den Anfang eines zweiten Halbkreises bezeichnet. Hier ist also eine Unstetigkeit, ein scharfer Umkehrpunkt in der Flugbahn, der sich beim Experiment darin äußert, daß das Flugmodell, senkrecht aufsteigend, zur Ruhe kommt und dann, wenn es nicht aufgefangen und nach vorn umgekippt wird, rückwärts zu Boden fällt. Kurve *4* zeigt die Form der Flugbahn, die bei noch höheren Ge-

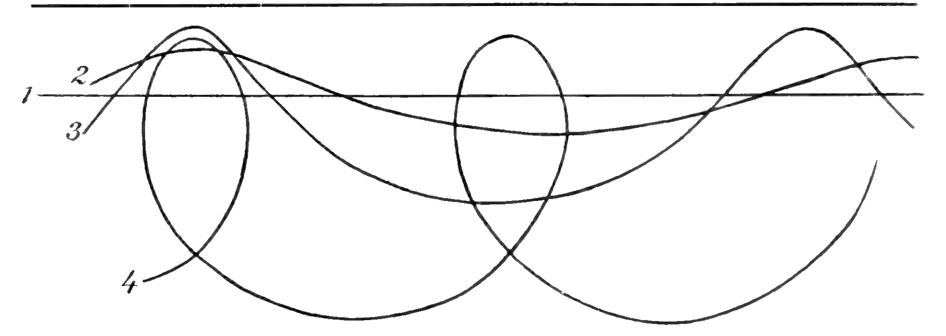


Fig. 69. Segelflugkurven (Phygoïden) nach LANCHESTER.

schwindigkeiten entsteht. Hier tritt an Stelle der Wellengipfel eine Schleife, in der sich das Modell überschlägt, ohne daß die Stabilität des Fluges dadurch beeinträchtigt wird. Diese Kurve hat eine Beziehung zur Flugweise der Purzeltauben (*1*).

Die so ermittelte theoretische Form der Flugbahn läßt nun eine Reihe von Schlüssen auf die Bewegung von fliegenden Körpern zu, selbst wenn bei diesen die für die Konstruktion der Kurven vorausgesetzten vereinfachenden Bedingungen nicht genau verwirklicht sind. Vor allem läßt sich an der Hand der Kurven die Frage genauer be-

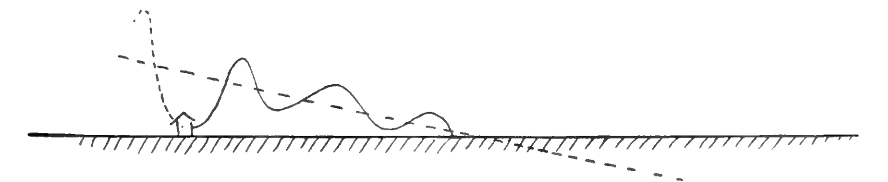


Fig. 70. Wellenförmige Bahn eines aus dem Fenster eines Hauses abgeschossenen Flugmodells nach LANCHESTER.

antworten, ob ein gegebener Körper in Wirklichkeit stabil fliegen kann, wobei zu bemerken ist, daß für den wirklichen Segelflug, wegen der stets vorhandenen Luftbewegung, immer mit wellenförmiger Flugbahn zu rechnen ist (Fig. 70).

Für die Stabilität eines wirklichen Modells kommt das Beharrungsvermögen seiner einzelnen Massenteile in Betracht, das sich den oben erwähnten regulierenden Kräften widersetzt und andererseits dazu führt, daß eine einmal begonnene Drehung über die Gleichgewichtslage hinaus weitergeht (41).

Ein zweiter wesentlicher Punkt ist der, daß ein wirkliches Modell stets eine gewisse Längenausdehnung in der Flugrichtung hat und sich daher, streng genommen, nicht in den theoretischen Kurven bewegen kann. Daher tritt Instabilität ein, sobald die Wellengipfel über einen gewissen Grad hinaus zugespitzt sind.

Diese beiden Umstände machen die Anwendung der theoretischen Betrachtung auf praktische Fälle zu einer schwierigen Aufgabe, auf deren Lösung durch Lanchester hier nicht weiter eingegangen werden kann. Einige Hauptpunkte sind aber auch ohne ausführliche Erörterung einleuchtend: Der Einfluß des Beharrungsvermögens, der Eigenschwingungen des fliegenden Körpers bedingt, kommt bei größerer Geschwindigkeit weniger in Betracht, weil dabei die regulierenden Kräfte größer sind. Je geringer die Ausdehnung der Flügelfläche in der Flugrichtung, desto schärfere Wellen kann der Körper durchfliegen, ohne aus den Stabilitätsgrenzen abzuweichen. Hier ist ein zweiter Grund für die schmale Form des Vogelflügels aufgedeckt (vgl. p. 205).

Für die Stabilität gegenüber seitlichen Schwankungen weist Lanchester nach, daß ein seitliches Herunterhängen der Flügel vorteilhaft wirkt, was auf die Flügelstellung vieler vorzüglicher Flieger unter den Vögeln, wie Schwalben, Albatroß u. a., Licht wirft (41).

2. Segelflug im Kreisen.

Bisher ist vom Segelflug unter der Einwirkung einer vorwärtstreibenden Kraft die Rede gewesen, die für den Vogelkörper im allgemeinen durch die Flügelschläge geliefert werden muß. Es findet jedoch bei Vögeln auch eine Art des Segelfluges statt, bei der sich der Vogel auf gleicher Höhe hält oder sogar emporsteigt, ohne sich durch Flügelschläge anzutreiben. Dies ist das sogenannte Kreisen. Diese Flugart wird vornehmlich bei Raubvögeln beobachtet und besteht darin, daß der Vogel an einer Stelle oder mit geringer Veränderung seiner Stelle mit unbewegten ausgebreiteten Flügeln im Kreise schwebt oder auf einer schraubenförmigen Bahn senkrecht oder schräg emporsteigt.

Um die Last des Vogels zu heben, bedarf es der Arbeit. Der Vogelkörper ist aber beim Kreisen bewegungslos, er leistet keine Arbeit. Wo stammt die Energie her, die ihn hebt?

Dieser Frage hat man wiederholt versucht aus dem Wege zu gehen, indem man die Behauptung aufstellte, der Vogel sei nur anscheinend bewegungslos, und leiste tatsächlich durch unmerkliche Flügelschläge Arbeit. So hat noch vor kurzem Exner (23, 24) auf schüttelnde Bewegungen des Gefieders hingewiesen, die man an manchen Vögeln, insbesondere auch an Raubvögeln wahrnehmen kann, wenn sie sich in der Sonne strecken. Eine ähnliche Bewegung, meint er, könne beim Kreisen unbemerkt zur Hebung des Vogels in der Luft dienen. Er beruft sich auf vereinzelte Beobachter (61, 65),

die Beweguugen der Schwungfedern beim Kreisen wahrgenommen haben wollen. Schneider (75) und Olshausen (62) widerlegen ausführlich diese Annahme Exners. Die erwähnte Schüttelbewegung kommt bei Hühnern vor, die nicht kreisen, beim Pelikan, der kreist, nicht. In vielen Fällen sind kreisende Raubvögel unter so günstigen Bedingungen beobachtet worden, daß auch eine so geringfügige Bewegung mit Notwendigkeit hätte erkannt werden müssen (22). Gildemeister (28) weist nach, daß die Form der Arbeitsleistung durch kurze vibrierende Bewegung so ungünstig sei, daß sie überaus hohe Anforderungen an die Muskulatur stellen würde. Nebenbei sei bemerkt, daß Exner sich auf eine Berechnung der Flugarbeit stützt, die methodisch unzulässig ist und überdies von einer falschen Annahme über die Fallgeschwindigkeit ausgeht (23). Daß einige Beobachter Bewegungen der Schwungfedern wahrgenommen haben, fällt nicht ins Gewicht, denn niemand wird behaupten, daß sich die Federn in der Luft absolut starr halten. Der Punkt, auf den es allein ankommt, ist, ob beim Kreisen die Flügel wirkliche Flugarbeit leisten oder nicht. Weitaus die meisten und besten Beobachter sind darin einig, daß beim Kreisen der Vogel selbst keine äußere Arbeit leiste (4, 16, 22, 32, 36, 40, 57).

Damit ist nicht gesagt, daß sich der Vogel beim Kreisen in vollkommener Körperruhe befindet, im Gegenteil ist es gewiß, daß, um den Körper durch die Flügelfläche tragen zu lassen, die Flügelmuskeln eine nicht unbeträchtliche Spannung aushalten, also „statische Arbeit“ leisten müssen. Es ist aber anzunehmen, daß diese Arbeitsleistung wesentlich geringer ist, als die Arbeit, die zu entsprechender Hebung oder Unterstützung der Körperlast durch Ruderflug erforderlich sein würde. Strasser (80) kommt zwar durch Berechnung der Muskelleistung unter bestimmten Annahmen über die Haltung der Flügel zu dem Schluß, daß das Kreisen mindestens ebenso anstrengend für den Vogel sei wie das gewöhnliche Fliegen, doch ist es zweifelhaft, ob die Annahmen, auf denen die Rechnung ruht, mehr Vertrauen verdienen, als die Meinung aller der Beobachter, die das Kreisen für einen relativen Ruhezustand erklären.

Wenn also der Vogel keine eigentliche Flugarbeit leistet und seine Last dennoch gehoben wird, muß offenbar die zur Hebung erforderliche Arbeit vom Winde geleistet werden. Es sind viele Versuche gemacht worden, diesen Vorgang zu erklären, die alle als ververfehlt zu betrachten sind, weil sie alle von der Vorstellung ausgehen, daß der Vogelkörper, wenn er sich im Winde befindet, der als eine gleichförmige Luftströmung angesehen wird, von dem Winde eine Geschwindigkeit relativ zur umgebenden Luft annehmen könne. Marey (49) vergleicht den Vogel mit einem Drachen, ohne zu bedenken, daß der Drachen durch den Strick gehindert ist, sich mit der Luft zu bewegen. Blix (9, 10) und Ahlborn (1) stellen verwickeltere Theorien auf, in denen die Kreisbewegung des Vogels eine Rolle spielt, immer aber von einer Bewegung des Vogels mit dem Winde und gegen den Wind die Rede ist, also die Luft als relativ zum Vogelkörper bewegt angenommen wird. Stenbeck (80) hat gegen Blix sogleich Protest eingelegt, aber noch in neuester Zeit finden die irrtümlichen Erklärungsversuche Aufnahme (37).

Der in einer gleichmäßigen Luftströmung befindliche Vogel muß sich aber in Wirklichkeit so verhalten, wie ein auf einem gleich-

förmigen Strome treibendes Boot. Ohne aktive Ruderschläge kann das Boot auch durch den stärksten Strom keine Geschwindigkeit relativ zum Wasser erhalten, sondern es bewegt sich mit dem Strome in vollkommener Ruhe relativ zum Wasser. Ebenso bewegt sich der Vogelkörper im Winde, sofern der Wind als eine gleichförmige Bewegung der gesamten Luftmasse aufgefaßt wird, einfach mit der umgebenden Luft fort, und kann von ihr keinen Antrieb empfangen. So erklärt denn auch Wiener (85) kurzweg: „Alle Erklärungsversuche, die mit einem gleichförmig wehenden horizontalen Winde rechnen, sind von Grund aus verfehlt.“

Um zu einer klaren Anschauung über die Bedingungen des Kreisens zu gelangen, empfiehlt es sich, von den Einzelheiten der kreisförmigen Bewegung des Vogelkörpers abzusehen und, wie es Rayleigh (71) zuerst getan hat, von der einfacheren Frage auszugehen, unter welchen Bedingungen ein in der Luft befindlicher spezifisch schwerer Körper von der Luft getragen werden kann (64). Dieser Bedingungen sind nach Rayleigh drei: 1) wenn der Körper in geneigter Bahn abwärts gleitet; 2) wenn die Luft aufwärts gegen den Körper strömt; 3) wenn die Luft eine wagerechte Strömung hat und diese Strömung ungleichförmig ist. Der erste Fall, der des einfachen Gleitfluges, kommt für die Theorie des Kreisens nicht in Betracht, weil sich der Körper dabei abwärts bewegt. Der zweite Fall gewährt eine sehr einfache Erklärung für die Erscheinung des Kreisens, die in sehr großem Umfange angewendet werden kann. Aufsteigende Luftströme von beträchtlicher Stärke sind durchaus nichts Seltenes. Aus dem täglichen Leben ist bekannt, daß oft trockene Blätter und andere leichte Gegenstände hoch in die Luft hinauf getrieben werden. Es fehlt auch nicht an Angaben (5, 6, 18, 25, 41, 44, 79), daß das Kreisen vorzugsweise an solchen Stellen stattfindet, wo aufsteigende Luftströmungen angenommen werden dürfen, z. B. an der Küste bei Seewind, der kühlere Luft auf das Land treibt, wo sie sich erwärmt und aufsteigt.

Rayleighs (71) dritte Bedingung, die Ungleichförmigkeit der Windbewegung, läßt sich in zwei verschiedene Bedingungen zerlegen, nämlich, daß der Wind entweder örtlich oder zeitlich verschieden ist. Um die Art und Weise klar zu machen, wie unter diesen Bedingungen ein fliegender Körper durch den Wind getragen und gehoben werden kann, stellt man sich am besten ganz grobe einfache Fälle vor.

Die örtliche Verschiedenheit des Windes kann man sich durch den Fall veranschaulicht denken, daß zwei jeder für sich gleichmäßige Luftströme in entgegengesetzter Richtung aneinander vorbei wehen. Die beiden entgegengesetzten Strömungen sind dann durch eine senkrechte Fläche voneinander geschieden. Es ist klar, daß dem schwebenden Körper von der einen Luftströmung Geschwindigkeit erteilt werden kann, die ihm ermöglicht, wenn er durch die Trennungsfläche hindurch in die entgegengesetzte Strömung eintritt, in dieser ein Stück aufzusteigen. Sobald er dann die Geschwindigkeit der zweiten Luftströmung anzunehmen beginnt, noch ehe er auf die anfängliche Höhe gesunken ist, begibt er sich wieder in den Bereich der ersten Strömung und erhält wiederum einen erneuten Auftrieb. Diese Vorstellung würde zugleich die Kreisform des Fluges erklären. Freilich erscheint die Annahme äußerst gezwungen, daß sich zwei benachbarte Luftmassen in entgegengesetzter Richtung bewegen sollten. Aber diese Annahme

ist auch nur der Anschaulichkeit wegen gemacht, denn es ist klar, daß es nur auf die Bewegung der beiden benachbarten Luftmengen gegeneinander, und nicht auf ihre Bewegung gegenüber irgendeinem festen Punkte ankommt. Mithin ist es gleich, ob man zwei entgegengesetzte Strömungen annimmt oder zwei Strömungen von verschiedener Geschwindigkeit, denn wenn man sich den ganzen Raum mit der mittleren Geschwindigkeit bewegt denkt, stellt die langsamere Bewegung eine Gegenströmung, die schnellere eine Mitströmung dar. Grundsätzlich ist also nur eine örtliche Verschiedenheit der Windgeschwindigkeiten nötig, um auf dieselbe Weise den Schwebeflug zu ermöglichen, wie es eben für zwei entgegengesetzte Strömungen beschrieben worden ist.

Die zweite Art der Ungleichmäßigkeit des Windes, nämlich, daß der Zeit nach am selben Orte die Windstärke wechselt, ist von Langley (42) sehr genau untersucht worden. Die Windströmung besteht aus zahllosen Wirbeln oder Wellen, so daß an ein und demselben Punkte sich die Luft mit stark wechselnder Geschwindigkeit bewegt. Langley bildet eine Windgeschwindigkeitskurve ab, die für einen Zeitraum von 7 Minuten vier Wellen von gegen 16 m und vier Täler von 8 m zeigt (42). Selbst wenn sich also der kreisende Vogel mit der mittleren Windgeschwindigkeit mit dem Winde bewegt, wird er fortwährend von stärkeren Stößen getroffen, denen er durch sein Beharrungsvermögen Widerstand entgegensetzt. In diesem Umstande ist also die Möglichkeit gegeben, daß der Vogel dem Winde eine Energiemenge abgewinnt, die ihn heben und emportragen kann. Auf welche Weise dies im einzelnen geschieht und warum die Bewegung wenigstens in vielen Fällen die Form des „Kreisens“ in einer Schraubenlinie annimmt, bleibt allerdings unerklärt. Lanchester (41) macht hierzu die Bemerkung, es sei sehr wohl möglich, daß das Kreisen mit der Mechanik des Schwebefluges nichts zu tun habe. Der Vogel schwebe einfach deshalb im Kreise, weil er an der Stelle bleiben wolle, gerade so wie ein Radfahrer, der etwa auf einen zurückgebliebenen Kameraden wartet, im Kreise fährt.

3. Einfluß der Größe auf den Segelflug.

Die vorstehenden Betrachtungen über die Theorie des Fluges im allgemeinen müssen für den Zweck der vergleichenden Physiologie noch in einer Hinsicht ergänzt werden. Die fliegenden Tiere haben sehr verschiedene Größe, und es entsteht die Frage, wie weit die Theorie des Fluges auf Körper von verschiedener Größe ausgedehnt werden darf, und welche Bedingungen für das Fliegen verschieden großer Körper gelten.

Für den Vergleich zwischen großen und kleinen Fliegern kommt nun als wichtigster Punkt in Betracht, daß der größere Flieger auch einer größeren Geschwindigkeit bedarf.

Wird nämlich irgendein Körper, etwa ein Flugmodell oder ein fliegendes Tier, in genau gleichen Verhältnissen vergrößert, so nimmt jede Längendimension in einfachem Linearverhältnis zu, jede Flächendimension im Quadrat der Linearvergrößerung, jede Raumdimension, also jeder Massenteil und auch die Gesamtmasse im Kubus der Linearvergrößerung. Da nun der Auftrieb beim Fluge von dem Widerstande der Fläche herrührt, so wächst der Auftrieb bei der

Vergrößerung, falls die Fluggeschwindigkeit dieselbe bleibt, nur in dem Maße, in dem die Fläche sich vergrößert, d. h. im Verhältnis des Quadrates der linearen Dimensionen. Das Gewicht wächst aber in kubischem Verhältnis. Folglich hat der vergrößerte Flieger bei gleicher Fluggeschwindigkeit weniger Auftrieb, und um die gleichen Verhältnisse herzustellen, muß die Geschwindigkeit gesteigert werden. Da der Widerstand der Luft mit dem Quadrat der Geschwindigkeit zunimmt, so genügt es, um den Auftrieb des größeren Fliegers dem des kleineren gleich zu machen, daß sich seine Geschwindigkeit zu der des kleinen wie die Quadratwurzeln aus den linearen Dimensionen verhalte. $V : v = \sqrt{L} : \sqrt{l}$.

Unter der Voraussetzung, daß der größere Flieger sich mit einer in diesem Verhältnis größeren Geschwindigkeit bewegt, sind dann die Bedingungen des Fliegens gleich. Tatsächlich bewegt sich auch ein größeres Flugmodell mit der entsprechend größeren Geschwindigkeit in genau derselben Weise wie ein geometrisch ähnliches kleineres. Die Flugbahnen beider sind einander geometrisch ähnlich im Verhältnis der linearen Dimensionen der Modelle.

Aus dieser Betrachtung geht hervor, daß es für die Größenentwicklung der fliegenden Tiere eine obere Grenze geben muß, oberhalb deren weder die Leistungsfähigkeit der Muskulatur, noch die ausnutzbare Arbeit des Windes genügt, um die Körperlast zu tragen.

Diesen Satz, der in Prechtls (70) Berechnungen gänzlich fehlt, hat später Helmholtz (35) aufgestellt. Es sei besonders bemerkt, daß Helmholtz seine Betrachtung ausdrücklich auf solche Flugapparate einschränkt, die durch Muskelkraft angetrieben werden. Strasser (81) hat die Richtigkeit und Bedeutung der Angaben von Helmholtz in seinem Buche über den Vogelflug erörtert. Dagegen glaubt Müllenhoff (58), wie weiter unten erwähnt wird, durch die Behauptung, daß kleine Vögel ebenso schnell fliegen wie große, den Gegenbeweis führen zu können. Dies ist aber ein Fehler, weil die ganze Betrachtung es mit der Minimalgeschwindigkeit des Fluges zu tun hat und deshalb von der Tatsache unberührt bleibt, daß ein kleiner Vogel sich dieselbe Fluggeschwindigkeit zu erteilen vermag wie ein großer.

II. Das Fliegen der einzelnen Tierarten.

A. Flugbewegung bei Säugetieren.

Von den Säugetieren ist nur eine Ordnung, die der Fledermäuse, mit der Fähigkeit begabt, sich dauernd in eigentlichem Fluge in der Luft zu halten. Dagegen ist eine Reihe von Arten aus verschiedenen Ordnungen mit fallschirmartig wirkenden Hautflächen versehen, mit deren Hilfe sie mehr oder minder weite Gleitflüge ausführen können.

Zu den Halbaffen (Prosimiae) gehört unter diesen der fliegende Maki (*Galeopithecus volans Temminckii*), dessen Flughaut nicht nur den seitlichen Raum zwischen den Extremitäten einnimmt (Patagium), sondern sich auch zwischen den Hinterbeinen dreieckig bis zur Schwanzspitze verlängert ausspannt (Periscelis). Wallace (84) beobachtete einen Flug von *Galeopithecus volans*, bei dem das Tier von 13 m Höhe herab 70 m weit segelte.

Der Flugmechanismus der Fledermäuse ist deshalb besonders interessant, weil sie von allen fliegenden Tieren dem Menschen am nächsten verwandt sind und daher am besten auf dessen Befähigung zum Fluge schließen lassen. Obgleich ihre innere Organisation von der der anderen Säuger nicht wesentlich verschieden ist, geben sie den Vögeln an Flugkraft nichts nach. Ihr Flügel, aus einer undurchlässigen Membran gebildet, ist, mechanich betrachtet, einfacher zu beurteilen als der Federflügel der Vögel. Trotzdem ist gerade der Flug der Fledermäuse verhältnismäßig wenig untersucht. Einerseits erschwert die Lebensweise der Tiere die Beobachtung, andererseits schreiben viele Beobachter ihnen nur ein beschränktes Flugvermögen zu.

Im histologischen Bau der Haare, von denen jedes einzelne durch Hervortreten der Rindenschüppchen gefiedert erscheint, hat man eine Einrichtung erkennen wollen, die durch festere Einschließung eines gewissen Luftvolums für den Flug von Vorteil sein kann. Da die eingeschlossene Luft erwärmt ist, muß dadurch der Körper um einen gewissen, aber verschwindend kleinen Bruchteil seines Gewichts erleichtert werden. Eine Art (*Nycteris*) soll nach Bergmann und Leuckart (8) die Fähigkeit haben, die Haut des Rumpfes mit Luft aufzutreiben. Im allgemeinen beruht jedoch der Flug der Handflügler einzig und allein auf der Ausbildung der vorderen Extremität zum Flügel.

Der Brustkasten gleicht dem der Vögel durch die Verknöcherung der Rippenknorpel, die Größe und Stärke des Schlüsselbeines und die Ausdehnung des gekielten Brustbeines. Das Schultergelenk ist ein Kugelgelenk. Am oberen Ende des Humerus ist eine starke Gräte zum Ansatz der Flugmuskeln. Der Humerus ist lang und kräftig, der Radius indessen noch bedeutend länger, die Ulna dagegen bis auf einen griffelförmigen Rest geschwunden. Das Olecranon ist bei einigen Arten zu einer freien Patella geworden. Das Ellenbogengelenk ist ein Scharniergelenk mit dorsoventraler Achse. Die Handwurzel besteht aus sechs in zwei Reihen angeordneten kleinen Knochen, zwei bilden die erste, vier die zweite Reihe. Von dieser gehen die Metacarpalknochen des Daumens und der vier Finger aus. Der Daumen ist freibeweglich und besteht aus dem Metacarpalknochen und zwei kurzen Phalangen, deren zweite mit einer starken Kralle versehen ist. Die Metacarpalknochen und Phalangen der Finger sind sehr lang und verjüngen sich bis zu einer feinen Spitze, ohne Anhang von Nägeln oder Klauen. Während der Vogelflügel seine Breite durch die Bekleidung mit den Federn erhält, ist es bei den Fledermäusen das Knochengerüst der Hand selbst, welches sich zur Fläche ausbreitet. In gespreizter Flügelstellung ist das Ellenbogengelenk fast gestreckt, Humerus und Radius bilden eine Vorderrippe für die Flughaut, der vierte Finger steht zu dieser Linie ungefähr im rechten Winkel nach fußwärts, der Mittelfinger etwa in ihrer Verlängerung. Der Zeigefinger, welcher bei den pflanzenfressenden Arten nur eine Phalanx besitzt, zuweilen auch mit einem feinen Nagel versehen ist, liegt dicht vor dem Mittelfinger. Der dritte Finger teilt den Raum zwischen Mittelfinger und vierten Finger. In zusammengelegter Stellung der Flügel liegt der Ellenbogen etwa in der Höhe des Beckens, das Handgelenk überragt jedoch noch den Kopf, die Spitzen der Finger die Füße (63).

Vom Fersenbein entspringt ein den Fledermäusen eigentümlicher Knochen, das Spornbein (Calcar), an der Spitze durch Knorpel verlängert, der, nach dem Schwanze zu gerichtet, gleich den Fingern zum Spreizen der Flughaut dient.

Der Schwanz hat bei den meisten Arten, mag er mit Flughaut versehen sein oder nicht, eine beträchtliche Länge, welche der des Körpers ungefähr gleichkommt.

Die Muskulatur der Schulter hat infolge der ähnlichen Lage der Knochen verhältnismäßig viel Aehnlichkeit mit der des Menschen.

Fast alle Schultermuskeln sind außerordentlich stark, und zwar teils durch ihre Ansatzweise, teils durch ihre Masse zu großer Kraftleistung befähigt Dem Pectoralis fällt ebenso wie bei den Vögeln die Hauptarbeit zu, und er erreicht demnach eine ebenso unverhältnismäßige Größe. Aehnlich wie bei den Vögeln ist auch hier der Hebemuskel (das Analogon des Deltoideus) mit dem Brustmuskel verschmolzen und hat mit ihm gemeinschaftlich einen breiten Ansatz am Oberarm. Die Beuger und Strecker des Ellenbogens sind zwar dick, da aber ihre kurzen Bäuche dicht an der Schulter gelegen sind und nur mittels dünner Sehnen auf den Unterarm wirken, wird die Masse des Flügels dadurch nicht sehr vermehrt. Dasselbe gilt von den Unterarmmuskeln. Der Extensor pollicis ist besonders stark entwickelt, so daß er die ganze Hand zu entfalten vermag. Der einzige Flexor communis und die Interossei, die sich in der Muskelschicht der Flughaut ausbreiten, legen die Finger zusammen.

Außerdem besitzen die Fledermäuse noch zwei besondere Muskeln, die die Flughaut zu spannen bestimmt sind. Der eine entspringt vom Hinterkopf und heftet sich mit einem langen, in der Kante der Flughaut verlaufenden Sehnenstreifen an die Ursprungsstelle des Daumens (M. occipito-pollicalis), der andere entspringt zwischen Pectoralis und Serratus major von den Rippen und strahlt von der Achselgrube in die Flughaut aus (Corrugator plagio-patagii).

Am Fuße fehlen die M. abductores pollicis und dig. V. Dagegen findet sich ein Muskel, der von der Tibia an das Spornbein und den dazugehörigen Teil der Flughaut läuft (Abductor calcaris), und ein zweiter vom Fersenbein an das Spornbein (Adductor calcaris) (48).

Die Flughaut (Patagium) zieht sich von dem Hinterhaupt zum Handgelenk, indem sie den Winkel des selbst bei äußerster Streckung noch etwas gebeugten Ellenbogens ausfüllt (Propatagium), breitet sich zwischen den Fingern aus, indem sie den Daumen frei läßt (Dactylopatagium), zieht vom kleinen Finger und vom medialen Rande des Armes an der ganzen Seite des Körpers und Beines bis zum Fuße herab (Plagiopatagium), der wieder frei bleibt, und spannt sich bei vielen Arten auch zwischen den Hinterbeinen bis an die Schwanzspitze (Uropatagium oder Periscelis). Ein besonderer Lappen findet sich bei manchen Arten an der Wurzel des Spornes (Epiblema).

Die Flughaut besteht aus einer doppelten Lage der äußeren Haut, an der jedoch die Behaarung fehlt, und einer inneren Haut, an der man eine mittlere elastische und zwei muskulöse Schichten unterscheidet. Die elastische Haut endigt, wo sie am Rumpf entlang geht, mit einem freien Rande, ohne sich an die Rumpffascien anzuschließen. Die Venen der Flughaut enthalten selbständig pulsierende Stellen, sogenannte peripherische Herzen. Die Flughaut wird durch oft wiederholtes Schmieren mit den Absonderungen der Gesichtsdrüsen geschmeidig erhalten.

Die Beobachtungen über die Flugbewegung sind spärlich. Die Längsachse des Körpers liegt während des Fluges annähernd horizontal. Viele Abbildungen sind geeignet, über diesen Punkt falsche Begriffe zu erwecken. Das Tier wird nämlich gewöhnlich in aufrechter Lage dargestellt, weil diese die beste Uebersicht gewährt, und dann eine landschaftliche Umgebung dazugefügt, als sollte der Flug veranschaulicht sein. Die Flügelfläche ist ziemlich hohl, der dem Körper zunächstliegende Teil durch die Anheftung an die unteren Extremitäten mehr nach vorn, der äußere durch den Widerstand der Luft beim Niederschlage mehr nach hinten gerichtet. Bei der Hebung werden die Flügel etwas angezogen. Die Schlagfolge ist außerordentlich rasch,

doch fehlt es an genauen Bestimmungen. Beobachtet man den Flug im Zimmer, so scheint es, als ob die Flügel nur auf und ab vibrierten und dabei durch ihre Drachenwirkung den Körper trügen, indem sowohl beim Niederschlage wie bei der Hebung durch das Nachgeben der Flughaut an ihrem freien Rande eine vorwärtstreibende Wirkung entstünde. Die Flugbahn wird von diesen so außerordentlich kurzen und schnellen Bewegungen entsprechend wenig beeinflußt. Der Ausdruck „knitternd" ist zwar für den Eindruck bezeichnend, würde aber die Gestalt der Schwerpunktskurve nicht treffen. Die Bewegungen der Fledermäuse auf der Erde machen den Eindruck von Ungeschicklichkeit und Schwerfälligkeit. Trotzdem ist es nicht leicht sie zu greifen, wenn sie erst einmal auf der Flucht sind, und sie vermögen leicht sich springend so weit emporzuschnellen, wie zum Beginn der Flugbewegung erforderlich ist. Für gewöhnlich bleibt ihnen diese Anstrengung erspart, da sie an den Krallen der Füße mit dem Kopfe nach unten aufgehängt zu ruhen pflegen. Wollen sie dann wegfliegen, so strecken sie erst einzeln Kopf und Flügel, geben sich einen pendelnden Schwung und werfen sich wagerecht in die Luft. Zu kurzem Ausruhen haken sie sich auch in aufrechter Lage mit den Daumenkrallen fest.

Die Leistungen der Fledermäuse werden von vielen Forschern unterschätzt (12). Vergleicht man ihre Art zu fliegen mit der der Vögel, so findet man, daß sie am meisten Aehnlichkeit mit dem Fluge der Schwalben hat, die doch zu den besten Fliegern gehören. Zuverlässigen Gewährsleuten zufolge segeln manche Arten im Fluge sogar weite Strecken ohne Flügelschlag. Ihr stundenlanges rastloses Hin- und Herstreifen, unterbrochen von blitzschnellen Wendungen, zeigt, daß sie in der Luft so heimisch sind, wie es die Vögel nur sein können. Man hat beobachtet (39), daß eine Fledermaus selbst dem Falken mit Leichtigkeit entging. Daß das Fliegen keine anstrengende Arbeit für sie ist, geht auch daraus hervor, daß sie größere Beutetiere, wie Maikäfer, im Fluge verzehren. Ebenso irrig ist die Angabe, daß die Fledermäuse nicht imstande wären, längere Reiseflüge auszuführen. Im Gegenteil hat man bei verschiedenen Arten Wanderzüge im Herbst und Frühjahr beobachtet, gerade wie bei den Vögeln. Die allgemeine Verbreitung der Ordnung selbst auf entlegenen ozeanischen Inseln beweist schon, daß sie wenigstens unter Umständen weit fliegen können.

Von fliegenden Säugetieren sind nun noch einige Arten zu nennen, die in einem gewissen Grade zum Segelflug befähigt sind. Dies sind von den Nagern (Rodentia) das gemeine Flughörnchen (*Pteromys volans*) und seine Verwandten. Alle diese haben nur seitliche Flughäute, zwischen Vorderbein und Hinterbein, doch ist der Schwanz lang und buschig, so daß er in gewissem Grade die hintere Flugfläche ersetzt. Bekanntlich vermag auch unser gemeines Eichhorn, *Sciurus vulgaris*, das gar keine Flughaut hat, von hohen Bäumen hinabzuspringen und durch Ausbreiten der Gliedmaßen und vor allem des buschigen Schwanzes die Wucht des Falles so zu brechen, daß es unbeschädigt bleibt.

Sanderson (74) gibt an, daß eine der größten Arten (*Pteromys petaurista* Cuv.) von der Höhe eines Baumes herab an den Stamm eines etwa 50 m entfernten Baumes in schräger Linie durch die Luft hinabzusegeln vermag. Zugleich beschreibt er, daß das Tier so gejagt

wird, daß ein Jäger sich hinter demjenigen Baum verbirgt, den das von anderen getriebene Tier voraussichtlich als Ziel seines Fluges wählen wird. Wenn es einmal abgesprungen ist, kann es die Richtung seines Fluges nicht mehr ändern und fällt dem hervorspringenden Jäger zur Beute.

Aehnlich verhält sich das Flugvermögen der Anomaluridae, bei denen die Flughaut vom Ellenbogen aus durch eine besondere Knochenspange gestützt wird. Diese Art hat ihren Namen von einer eigentümlichen Panzerung aus Hornschuppen unter der Schwanzwurzel, die beim Klettern als Stützpunkt dienen soll. Bei dem erst kürzlich entdeckten *Idiurus* ist der Schwanz etwa doppelt so lang wie der übrige Körper und dünn mit langen Haaren besetzt, so daß es den Eindruck macht, als müsse er beim Segelfluge ein sehr wirksames Steuer bilden. Ob diese Tiere sich wirklich beim Fliegen steuern können, ist nicht bekannt (34).

Dagegen finden sich unter den Beuteltieren (Marsupialia) mehrere Arten Flughörnchen, Petauridae, von deren einer, nämlich *Petaurus breviceps* var. *typicus*, Semon (77) angibt, daß sie gegen 50 m segle und imstande ist, mitten im Fluge abzuschwenken und sich auf einen anderen als den ursprünglich ausersehenen Baum herabzulassen.

Bemerkenswert ist, daß auch unter den Phalangern die kleinste Art, *Phalangista nana* Desm., die nur 6—11 cm lang wird, seitliche Hautsäume aufweist, die als unvollkommene Flughäute aufzufassen sind.

B. Flug der Vögel.

1. Flug der Vögel im allgemeinen.

a) Die Anpassung der Vögel an die Bedingungen des Fluges.

Bei den Vögeln liegt die Anpassung an den Flug der ganzen Organisation zugrunde. Selbst in der Fortpflanzung ist die Tatsache, daß die Frucht in unausgebildetem Zustande als Ei den Körper der Mutter verläßt als ein Schritt in dieser Richtung anzusehen. Die Ausscheidung der Zersetzungsprodukte des Eiweißes in fester Form kann auch im Sinne der Ersparnis von Gewicht gedeutet werden.

Man hat darauf hingewiesen (63), daß das spezifische Gewicht des Vogelkörpers durch die mit warmer Luft gefüllten Hohlräume im Innern des Körpers und innerhalb des Federkleides vermindert werde. Aus den im allgemeinen Teil angegebenen Zahlen folgt aber, daß auf diese Weise kein merklicher Vorteil für das Fliegen entstehen kann (7).

Sehr wesentlich ist dagegen die Ausbildung des Federkleides selbst, das mit geringer Vergrößerung des Gewichts eine wesentliche Vergrößerung der der Luft dargebotenen Flächen hervorbringt.

Die anatomischen Verhältnisse im allgemeinen sind in den Lehrbüchern der vergleichenden Anatomie und in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches angegeben (27).

Ueber den Flug im besonderen gibt es eine große Zahl Monographien, von denen aber keine als recht erschöpfend angesehen werden kann. Marey (51, 53) gibt die vollständigsten Bestimmungen über die Form der Flügelbewegung, Lilienthal (46) weist dem Segelflug die gebührende Stellung an und gewährt dadurch eine geeignete Ergänzung zu Strasser (81), Mouillard (57) beschreibt die Flugweise

der einzelnen Vogelarten, Strasser (81) gibt eine gründliche und erschöpfende Darstellung.

Anatomisches. Die vordere Extremität ist zum Flügel ausgebildet, und die Brustmuskulatur ihrer Rolle als Hauptbewegungsorgan entsprechend verstärkt. In der Flugstellung bietet die Form des ganzen Körpers wenig Luftwiderstand, indem der spitze Schnabel und der kleine Kopf vorangeht und an dem nachfolgenden Körper alle Ungleichförmigkeiten durch das auspolsternde Federkleid so ausgeglichen sind, daß eine einem Schiffskörper, einem Fisch, ja geradezu einem sorgfältig berechneten Projektil ähnliche Gestalt herauskommt. Durch die große Masse der Brustmuskeln fällt der Gesamtschwerpunkt unterhalb des Ansatzes der Flügel oder nur wenig weiter nach hinten. Die Schwanzfläche ist horizontal ausgebreitet und dient als Steuer.

Auch die inneren Organe sind der Bestimmung zum Fluge, d. h. zu anhaltender heftiger Muskeltätigkeit angepaßt. Die Körperwärme ist höher als bei den Säugern. Der Bau der Lungen gestattet lebhafteren Gasaustausch, da die Kapillaren nicht um Alveolen angeordnet sind, sondern die Lufträume geradezu in allen Richtungen durchdringen. Außerdem ist die Respirationsfläche vermehrt durch die Lungenanhänge, die man als „Luftsäcke“ bezeichnet. Dies sind zartwandige Hohlräume, welche die Zwischenräume zwischen den Organen der Brust- und Bauchhöhle, aber auch die zwischen den Flügelmuskeln, ja zwischen Muskeln und Haut, zwischen den einzelnen Faserbündeln eines Muskels erfüllen. Auch die Knochen vieler Vögel, und zwar nicht bloß die Röhrenknochen, sondern z. B. auch die Wirbel, enthalten solche mit der Lunge kommunizierenden Lufträume. Manche Arten haben ein von der Lunge unabhängiges Luftraumsystem in den Schädelknochen, das sich durch die Eustachische Röhre öffnet. Daß diese Einrichtung ausschließlich dazu diene, die Knochen zum Zweck des Fliegens zu erleichtern, ist jedoch fraglich, da sich bei einigen sehr guten Fliegern (Schwalben) keine, bei Laufvögeln dagegen sehr entwickelte Durchlüftung der Knochen findet (63).

Das Brustbein aller fliegenden Vögel ist, um eine große Ansatzfläche für die Brustmuskeln zu bieten, sehr ausgedehnt und mit einem hohen Mittelgrat versehen. Die Rippenknorpel sind durch Knochen ersetzt und die Rippen untereinander durch quere Fortsätze, Proc. uncinati, welche je von der oberen Rippe quer über die nächstuntere fortragen, fester vereinigt. Besondere starke Knochen, die Coracoïdbeine und die zum Gabelbein verwachsenen Schlüsselbeine, stellen mit dem Brustbein und den Schulterblättern ein festes Gerüst dar, an dem die obere Extremität ihren Stützpunkt findet. Die Gelenkpfanne wird vom Coracoïdbein und vom Schulterblatt gemeinsam gebildet und faßt nur einen kleinen Teil des länglich-eiförmigen Humeruskopfes. Der Humerus hat an seinem proximalen Ende breit ausgezogene Kanten zum Ansatz der Muskeln, der Schaft ist rund und leicht geschwungen. Das Ellenbogengelenk ist ein ziemlich stark modifiziertes Scharniergelenk mit deutlicher Schraubenform. Das Unterarmskelett besteht aus dem schlanken Radius und der etwas dickeren Ulna, seine Länge kommt dem des Oberarmes ungefähr gleich. Die Handwurzel ist aus nur zwei Knöchelchen gebildet und stellt wiederum ein Scharniergelenk mit schraubenförmigem Gang dar. Die Mittelhand beschränkt sich auf ein durch Verschmelzung mehrerer Metacarpalknochen entstandenes Stück. Von den rudimentären Fingern hat nur der mittelste zwei Phalangen. Mittelhand und Finger zusammen erreichen wieder etwa die Länge des Oberarmes und Unterarmes.

Die lange Achse des Humerusgelenks steht der Achse des Körpers annähernd parallel, so daß beim Flügelschlage der Humerus um diese Achse bewegt wird. Die Achsen des Ellenbogen- und Handgelenks dagegen haben dorso-ventrale Richtung, stehen also auf der Flügelfläche senkrecht. Die Gelenke der Phalangen sind Amphiarthrosen von geringer Beweglichkeit. Das Knochengerüst des Flügels läßt sich

daher wohl in der Ebene des Flügels nach seinen drei Abschnitten zusammenlegen, nicht aber durch Druck von oben oder unten aus dieser Ebene herausbiegen. Ausgestreckt bildet es demnach eine starre Rippe, mit deren Hilfe der ganze Flügel durch die Flugmuskeln in Bewegung gesetzt werden kann. Von diesen kommt dem Pectoralis fast ausschließliche Bedeutung zu. Er zerfällt in drei selbständige Muskeln. Der eine, der zum Senken der Flügel dient, ist bei weitem der größte und stärkste Muskel des ganzen Körpers, da sein Gewicht oft das der ganzen übrigen Muskulatur zusammengenommen übertrifft. Er entspringt vom Schlüsselbein und von fast der ganzen Fläche des Brustbeins und setzt sich mit breitem Ansatz an die Kante des Humerus. Die beiden anderen entspringen zwar auch vom Brustbein, wirken aber, da ihre Sehnen sich zwischen Coracoïdbein und Schlüsselbein über das Schultergelenk hinwegschlagen, als Flügelheber.

Die Weichteile des Flügels selbst sind erstens die Armmuskeln, welche dicht am Knochen, zum Teil in den Spatiis interosseis gelegen sind, und Hautfalten, welche sich hinten vom Winkel des Schultergelenks bis zur Flügelspitze und vorn im Winkel des Ellenbogengelenks ausbreiten. Der Vorderrand dieser Falte wird durch einen Sehnenstreifen gespannt, der von der Mittelhand zur Schulter verläuft und an den ein der Portio clavicularis des Deltoideus entsprechender Muskel (Extensor plicae alaris) ansetzt, der dadurch zugleich als Beuger des Ellenbogengelenks wirkt.

Die eigentliche Flügelfläche wird aber im wesentlichen von den Federn gebildet. Die Federbekleidung des Flügels zerfällt in drei Teile:

1) Der Deckfittich, Schulterfittich, besteht aus den kleinen Federn, welche die Hautfalten unmittelbar an der Schulter bedecken.

2) Der Fächer besteht aus den großen Schwungfedern im Gebiete des Vorderarmes, die, nur an der Wurzel von kleinen Federn gedeckt, den Hauptteil des Flügels bilden.

3) Die Schwinge, bei allen Fliegern aus 10 großen Federn bestehend, welche schräg nach außen zu von den Fingerknochen ausstrahlen. Diese Federn sind durch Verbindung mit den Sehnen in der Weise beweglich, daß sie bei getreckter Stellung des Flügels ausgebreitet feststehen, bei der Beugung sich selbsttätig übereinander schieben. In ähnlicher Weise sind die Federn des Schwanzes willkürlich beweglich.

Der bis ins kleinste durchgebildete Bau der Federn reicht allein hin, um den Flug der damit ausgestatteten Tiere von dem der anderen zu trennen. Sprichwörtlich ist die Leichtigkeit der Federn, fast ebenso auffallend ihre Glätte, ihre Elastizität, ihr dichtes Zusammenschließen. Die einzelne Feder besteht aus Kiel und Fahne. Der untere zylindrische Teil des Kiels, mit dem er am Körper festsitzt, heißt Spule, Calamus, der obere vierseitig spitz zulaufende, von dem jederseits ein Bart der Fahne ausgeht, der Schaft (Scapus). Die Bärte der Fahne werden gebildet von einer fortlaufenden Reihe von „Strahlen“ (Rami), welche nahe am oberen Rande der Seitenfläche des Schaftes senkrecht auf dessen Richtung entspringen und wiederum je den Schaft einer Feder zweiter Ordnung bilden. Denn sie tragen an ihrem oberen Rande sekundäre Bärte (Radii, Ramuli), die, indem immer ein proximaler den distalen deckt, die Strahlen der primären Fahne zu e i n e r zusammenhängenden Fläche vereinigen. Wie der viereckige Querschnitt des Schaftes erster Ordnung, nach unten vorspringend, dem Verbiegen nach oben Widerstand leistet, so sind auch die Querschnitte der Strahlen, und zwar in viel höherem Grade, als auf der hohen Kante stehende Streben geformt. Indem die vordere Feder immer unter die nächsthintere geschoben ist, schließt sich der Flügel zu einem Organ zusammen, das als durchaus undurchlässig und unnachgiebig zu betrachten ist. Nur an den Schwingen der Flieger, wo sich die großen Schwungfedern beim Spreizen des Flügels trennen, tritt hierin eine Aenderung ein.

b) Die Form des Vogelfluges.

Die Ergebnisse der Beobachtungen über die Bewegung der Flügel sind, für gleichmäßigen horizontalen Flug, den sogenannten „Normalflug“, etwa folgende:

1) Die Flügel bleiben im allgemeinen gestreckt.

2) Ihre Längsachsen schlagen annähernd in einer Querebene, welche von oben-hinten nach unten-vorn geneigt ist.

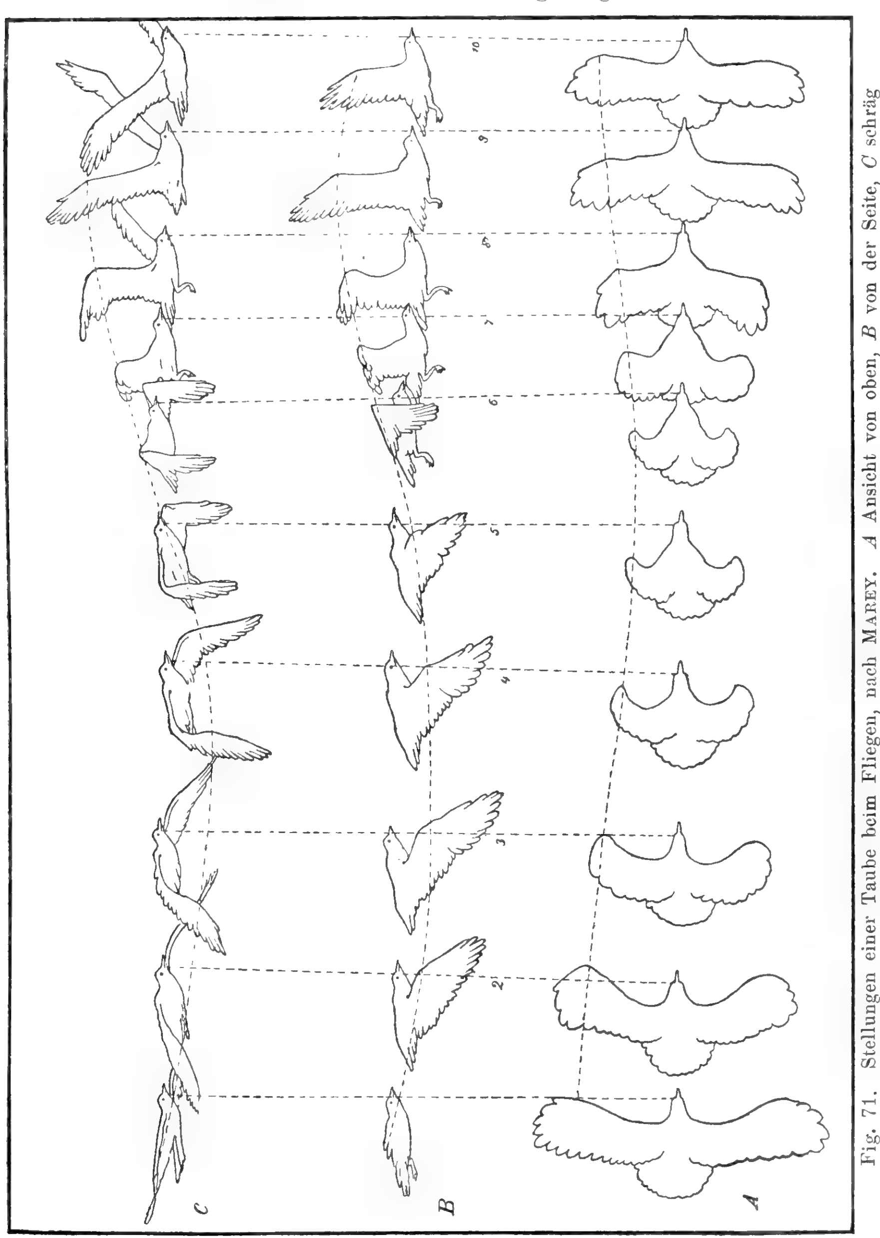


Fig. 71. Stellungen einer Taube beim Fliegen, nach MAREY. *A* Ansicht von oben, *B* von der Seite, *C* schräg von vorn. Die punktierte Kurve gibt die Bewegung des Druckpunktes der Flügel an.

3) Am Ende des Niederschlages wird die Flügelspitze zurückgezogen, am Ende der Hebung vorgeschnellt.

4) Die Flügelfläche ist in ihren verschiedenen Abschnitten nach verschiedenen Richtungen geneigt. Beim Niederschlage bleibt der dem Körper zunächstliegende Teil fast immer nach vorn gerichtet (supiniert), während der äußere Abschnitt namentlich bei schnellem Fluge nach hinten gewendet (proniert) wird. Zugleich werden die Schwungfedern einzeln in demselben Sinne gedreht.

5) Der Schlagwinkel ist bei ein und derselben Vogelart stets annähernd gleich und kann über 90° betragen.

6) Die Dauer des Niederschlages ist größer als die der Hebung.

7) Ueber die Stellung des Flügels bei der Hebung, einen sehr wesentlichen Punkt des Problems, liegen keine genauen Feststellungen vor. Sicher ist, daß die Flügel nicht mit der Kante voran aufwärts geführt werden.

8) Während die relative Bewegung der Flügelspitze in einer annähernd senkrecht stehenden 8 verläuft, ist ihre absolute Bewegung selbst bei langsamem Fluge eine Wellenlinie, mit nach hinten konkaven Schenkeln.

9) Neben der relativen Bewegung der Flügel hat der ganze Körper eine absolute Bewegung, welche sich aus einer periodisch ungleichmäßigen horizontalen Geschwindigkeit und periodischen Hebung und Senkung zusammensetzt.

c) Theorie des Vogelfluges.

Die älteren Beobachter, die schon einen großen Teil dieser Tatsachen erkannt hatten, haben daraus keine annehmbare Theorie des Fluges aufbauen können. So kommt Pettigrew zu dem Schluß, es liege eine „schraubenartige Wirkung“ der Flügel vor, und glaubt damit der Erklärung näher zu kommen, was tatsächlich nicht der Fall ist. Außerdem leiden alle älteren Arbeiten daran, daß sie alle Erscheinungen des Vogelfluges gleichzeitig aufzuklären suchen. Auch Mareys umfassende Versuchsreihen bringen wenig Klarheit, weil er die verwickelten Erscheinungen des Ruderfluges untersucht, ohne daß die Grundbedingung, nämlich der gleichzeitig stattfindende Segelflug, hinreichend beachtet wird.

Im Gegensatz dazu wird das Problem des Vogelfluges von Lanchester (41) ganz und gar auf seiner Theorie des Segelfluges aufgebaut und damit auf eine feste Grundlage gestellt. Dafür sind zwei Voraussetzungen maßgebend: 1) Für den Segelflug des Vogels kommt nur die Flügelfläche in Betracht, weil der Körper als ein spindelförmiges Gebilde aufzufassen ist, das ebenso viel Abtrieb wie Auftrieb gewährt, und der Schwanz eine bloße horizontale Steuerfläche darstellt. Die geringe Ungenauigkeit, die durch diese Annahme bedingt ist, wird dadurch genügend ausgeglichen, daß man sich die beiden Flügelflächen durch einen Querstreifen von gleicher Breite miteinander verbunden denkt, und die beiden Flügel zusammen als eine einfache Segelfläche betrachtet. 2) Diese Segelfläche wirkt während des ganzen Fluges nach den Grundsätzen, die für passiven Segelschlag gelten, und die Flügelschläge können als ein bloßer Antrieb nach vorn angesehen werden. Die erforderliche Stärke dieses Antriebes ist dann aus der Theorie des Segelfluges zu erkennen.

Diese Betrachtungsweise gibt Aufschluß über den „normalen Ruderflug“, wie über den reinen Segelflug, einschließlich des Kreisens, läßt sich aber natürlich nicht auf die Fälle anwenden, in denen die Vögel durch willkürliche Veränderungen ihrer Flügelbewegung beliebige Bewegungen in der Luft ausführen, und auch nicht auf den Fall, daß sie sich in der Luft stillstehend durch Flügelschläge unterstützen.

Dieser Fall wäre vom Standpunkte der Untersuchung des Ruderfluges gerade als der einfachste anzusehen. Es ist aber, wie MOUILLARD (57) bemerkt, verfehlt, bei der Untersuchung des Fluges mit dem Ruderflug zu beginnen, weil dieser äußerst verwickelte mechanische Bedingungen darbietet. Während die Bedingungen des Segelfluges, wie im allgemeinen Teil gesagt worden ist, heute als ausreichend bekannt bezeichnet werden dürfen, ist über die Mechanik des Ruderfluges trotz der großen darauf verwendeten Mühe noch sehr wenig zu sagen.

MÜLLENHOFF (58) hat eine sehr große Zahl von Bestimmungen an Vögeln, Fledermäusen und Insekten zusammengebracht und nach verschiedenen Seiten durchgerechnet. Er zeigt zunächst, wie vor ihm HARTING (33), daß man die Größe der Flügelfläche nicht im einfachen Verhältnis zum Körpergewicht betrachten darf, weil ja bei geometrisch ähnlicher Vergrößerung die Fläche nur in der zweiten, das Gewicht aber in der dritten Potenz zunimmt. Nach HARTING (33). MAREY (49), LEGAL und REICHEL (58) und MÜLLENHOFF (58) sind die großen Flieger den kleinen im allgemeinen geometrisch ähnlich. Weiter beleuchtet MÜLLENHOFF die Bemühungen seiner Vorgänger, die Flugarbeit zu bestimmen. Hier sind LEGAL und REICHEL zu sehr verwickelten Ausdrücken gekommen, obschon sie von der Voraussetzung ausgingen, daß Schlagwinkel und Winkelgeschwindigkeit für die Berechnung als bei allen Vögeln gleich angenommen werden sollten. Selbst bei dieser Annahme kommt nämlich in Betracht, daß die Spitzen der größeren Flügel eine schnellere Bewegung machen, woraus hervorgeht, daß der Luftwiderstand, den der Flügelschlag findet, mit der Größe des Vogels in der vierten Potenz wächst, weil die Fläche in der zweiten Potenz der Größe und der Luftwiderstand in der zweiten Potenz der Geschwindigkeit wächst. Um die verschiedenen Vögel vergleichen zu können, stellten also LEGAL und REICHEL (58) eine Formel auf, in der aus dem Maße der Flügelfläche und der Flügellänge, von der die Geschwindigkeit abhängen sollte, die Wurzeln gezogen waren, und multiplizierten die erhaltene Zahl mit dem relativen Gewichte der Flügelmuskeln. Aber die gefundenen Zahlen weisen für Vögel von anscheinend gleichem Flugvermögen sehr schwankende Werte auf.

Dies ist eigentlich nicht zu verwundern, denn es liegt auf der Hand, daß die Voraussetzung gleicher Schlagwinkel und gleicher Zahl der Flügelschläge in der Zeiteinheit für große und kleine Flieger ganz willkürlich ist und den wirklichen Verhältnissen durchaus nicht entspricht.

Vogelart	Gewicht in g	Zahl der Flügelschläge in der Sekunde
Milvus	640	3
Strix	400	5
Buteo	900	5,75
Columba	200	8
Anas	1200	9
Passer	33	13
		nach Marey

Dies hebt Müllenhoff hervor und bezeichnet als die Größen, die zur Beurteilung des Ruderfluges verschiedener Tiere gegeben sein müssen, folgende: 1) Gewicht des ganzen Tieres P, 2) Gewicht der Flügelmuskeln p, 3) Segelfläche, F 4) Fläche der Flügel f, 5) Klafterweite K, 6) Flügellänge l, 7) die theoretische Flügellänge h. Diese letzte Größe ist nur annähernd zu bestimmen, und Müllenhoff begnügt sich mit der Bestimmung der Flügellänge und gibt nun eine Zusammenstellung von Messungen an fliegenden Tieren, die nicht weniger als 396 Nummern umfaßt. Als maßgebend für die Flugfähigkeit stellt Müllenhoff auf Grund dieser Arbeit die Segelgröße hin, deren Wert er einfach nach der Formel $\sigma = F^{\frac{1}{2}} : P^{\frac{1}{3}}$ berechnet, also das Verhältnis der Flächenausbreitung des Körpers zu seinem Gewicht, mit Berücksichtigung des allgemeinen Gesetzes, daß bei ähnlichen Körpern verschiedener Größe das Gewicht in der dritten, die Fläche in der zweiten Potenz zunimmt.

Hiermit ist, wie man sieht, die Betrachtung des Ruderfluges aus der Untersuchung ausgeschieden, und Müllenhoff ist, anscheinend ohne es zu merken, auf denselben Standpunkt gekommen, den erst später Lilienthal (46) angenommen hat, und den erst in neuester Zeit Lanchester (41) mit Nachdruck vertritt, daß nämlich der Segelflug das eigentlich Maßgebende in der Mechanik des Fluges überhaupt ist.

Daß dies richtig ist, folgt aus der Uebereinstimmung zwischen Müllenhoffs (58) Einteilung der fliegenden Tiere nach ihrer Segelfläche und der vorher von Mouillard (57) aufgestellten Einteilung der Vögel nach ihrer Flugleistung im allgemeinen.

Man kann nun wohl mit Recht fragen: Wie kommt Müllenhoff dazu, sich mit dem Ergebnis zu begnügen, daß die großen Vögel, die weniger Flügelfläche im Verhältnis zu ihrem Körpergewicht haben, den kleinen geometrisch ähnlich sind? Müßte er nicht, wie es Mouillard getan hat, die Flügelfläche als Unterstützungsmittel in direkte Beziehung zur Körperschwere setzen, und würde er dann nicht, ebenso wie Mouillard, vor der auffälligen Tatsache stehen bleiben, daß die größeren Vögel dasselbe Gewicht mit kleinerer Flügeloberfläche, oder mit derselben Flügelfläche größeres Gewicht unterstützen?

Man findet bei Müllenhoff über diesen Punkt keine klare Antwort, sondern nur ein Gleichnis, das vom Segelareal verschiedener Schiffsarten hergenommen ist und sehr schlecht auf die vorliegende Frage paßt. Müllenhoff hat aber offenbar den richtigen Sachverhalt geahnt, obschon er sich geradezu in entgegengesetztem Sinne ausspricht. Die Lösung der Frage liegt nämlich in der schon oben ausgeführten Tatsache, daß sich größere und kleinere ähnliche Körper

in bezug auf den Schwebeflug nur dann ähnlich verhalten, wenn die Geschwindigkeit des größeren ebenfalls größer ist. MÜLLENHOFF ist im Gegenteil der Ansicht, daß kleine Vögel ebenso schnell fliegen wie große. Dies mag richtig sein, aber die Beobachtung ist dann jedenfalls unter Bedingungen angestellt, die ihre Anwendbarkeit auf das oben angeführte Gesetz ausschließen. Um nämlich das Gesetz auf seine Richtigkeit zu prüfen, muß die geringste Geschwindigkeit eingehalten werden, bei der der Körper noch schweben kann. Ein kleiner Vogel kann sich selbstverständlich durch Ruderarbeit sehr viel schneller durch die Luft treiben als er es nötig hätte, um in wagerechtem Segelflug dahinzuschweben. Wenn er nun bei diesem schnellen Fluge einen großen Vogel, der segelt, überholt, so ist das kein Beweis, daß beide zum Schweben dieselbe Fluggeschwindigkeit brauchen.

Nur auf Grund der verschiedenen Fluggeschwindigkeit ist es verständlich, daß die größeren Vögel mit ihren im Vergleich zum Körpergewicht kleineren Flügeln ebenso gut fliegen können wie die kleineren, und nur auf Grund dieser Betrachtung ist es berechtigt, in der Weise, wie MÜLLENHOFF es getan hat, das Flugvermögen auszudrücken durch das Verhältnis der zweiten Wurzel aus der Flügelfläche zur dritten Wurzel aus dem Körpergewicht.

d) Von den Wanderflügen.

Unter den Flugleistungen der Vögel haben von jeher die Wanderflüge der Zugvögel die Aufmerksamkeit auf sich gezogen. Sie gewähren die Gelegenheit, die Leistung der Vögel an Ausdauer und Geschwindigkeit im großen zu ermessen. Es stehen jedoch der zuverlässigen Beobachtung verschiedene Hindernisse entgegen, die ein gewisses Mißtrauen gegen die auf diese Weise gewonnenen Angaben berechtigt erscheinen lassen. Erstens ist es schwer, mit Bestimmtheit nachzuweisen, daß ein Schwarm, der zu bestimmter Zeit an einem Orte gesehen worden ist, derselbe ist, wie der zu anderer Zeit an anderen Orte gesehene. Zweitens ist über die Windverhältnisse an den Stellen, an denen sich die Vögel befinden, kein sicherer Aufschluß zu erhalten.

GAEDKE (26) macht über die Geschwindigkeit, mit der sich Vögel mitunter sogar auf weite Strecken bewegen, geradezu unglaubliche Angaben.

Eine Brieftaube soll auf kurze Zeit die Geschwindigkeit von 25 geographischen in der Stunde erreichen (50 m). Krähen sollen Strecken von 80 Meilen in 3 Stunden durchfliegen (60 m). Ein Flug von Blaukehlchen soll 45 geographische Meilen in der Stunde zurückgelegt haben (100 m). *Charadrius virginianus* fliegt bei seiner Wanderung eine Strecke von 800 geographischen Meilen über offene See, und da nicht angenommen werden kann, daß die Flugarbeit mehr als 15 Stunden hindurch ununterbrochen geleistet wird, kommen über 50 Meilen auf die Stunde (130 m). Im allgemeinen hält GAEDKE für nicht ungewöhnlich, daß Wanderzüge von kleinen Singvögeln weite Strecken mit Geschwindigkeiten von etwa 60 Meilen in der Stunde zurücklegen (140 m) und dabei ohne Zeichen von Erschöpfung an ihrem Reiseziel ankommen.

Diese Angaben sind um so überraschender, weil sie sich zum Teil auf Vogelarten beziehen, die während des Lebens an ihrem Standorte durchaus nicht zu den andauernden Fliegern gehören. Die Geschwindigkeiten sind obendrein so groß, daß, selbst wenn man Windstärken von 100 km in der Stunde (rund 30 m) annähme

und von der Flugleistung abrechnete, immer noch eine reine Fluggeschwindigkeit von über 40 geographischen Meilen (rund 100) übrigbliebe.

Ebenso unglaublich ist die Behauptung Gaedkes (26), daß die Wanderflüge sich in mehreren tausend Metern Höhe vollzögen.

Die Angaben, die in neuester Zeit unter genauer Beachtung aller Bedingungen gemacht worden sind, führen zu der Ueberzeugung, daß auch die Wanderflüge nur in mäßiger Höhe und mit mäßiger Geschwindigkeit ausgeführt werden. Nach F. v. Lucanus (47) werden in Luftschichten oberhalb 2000 m bei Ballonfahrten kaum je Vögel angetroffen. Thienemann (82) macht Angaben über die Geschwindigkeit des Fluges von Brieftauben und Krähen, die für die Brieftauben eine Geschwindigkeit von 24 m, für Krähen etwa das Doppelte ergeben. Bei der Beobachtung der Krähen wurde so verfahren, daß auf der gleichen gemessenen Strecke von 500 m nicht weniger als 12 im Laufe der Zeit einzeln darüber fliegende Krähen beobachtet wurden, die sie in durchschnittlich etwa 50 Sekunden durchflogen. Dabei wurde Richtung und Stärke des Windes genau beobachtet und die Eigengeschwindigkeit des Fluges berechnet. Die Zahl der Beobachtungen, aus denen das Mittel gewonnen werden kann, ist für Krähen 20 und die Mittelgeschwindigkeit ist 13,9 m.

2. Flug der einzelnen Vogelarten.

Die Vögel müssen vom mechanischen Standpunkte aus, d. h. in bezug auf ihr Verhalten beim Fluge, in ganz andere Gruppen geteilt werden, als vom allgemeinen zoologischen Standpunkt. Eine solche Einteilung hat Mouillard einfach nach seinen umfassenden Beobachtungen vorgenommen, ohne dabei seine Messungen und Berechnungen gebrauchen zu können, weil in diesen, wie Müllenhoff bemerkt, vernachläßigt worden war, daß das Körpergewicht zur Fläche im Verhältnis von Kubus zu Quadrat steht. Mouillard (57) schildert über 12 verschiedene Typen, deren Flugweise er vom technischen Standpunkt darzustellen sucht. Müllenhoff (58) stellt nur 6 solche Typen auf, die bei der Ordnung sämtlicher gemessener Vogelarten der Reihe nach aufeinander folgen. Man muß aber sagen, daß die Gruppeneinteilung doch noch erheblich von anderen Gesichtspunkten beeinflußt ist, als allein von der Verhältniszahl, die nach des Verfs. Angabe entscheidend sein sollte. Dies geht schon daraus hervor, daß nahezu dieselbe Zahl mitunter für mehrere Gruppen gilt, während einzelne Gruppen sehr stark abweichende Maßzahlen umfassen. Vertreter der 6 Gruppen sind:

	$\sigma = \frac{F^{\frac{1}{2}}}{P^{\frac{1}{3}}}$
1) Wachteltypus, *Coturnix*	3,21
2) Fasanentypus, *Phasianus*	3,49
3) Sperlingstypus, *Passer*	3,76
4) Schwalbentypus, *Cypselus*	3,93
5) Geiertypus, *Falco*	4,71
6) Möventypus, *Larus*	5,61

Daß die Gruppeneinteilung allein nach der Maßzahl sich nicht durchführen läßt, ist auch daraus zu erkennen, daß in der Müllenhoffschen Tabelle dieselbe Vogelart wiederholt, mit sehr verschiedener Maß-

zahl wiedererscheint. Die Flugweise der einzelnen Gruppen wird von Müllenhoff wie folgt, gekennzeichnet:

I. Wachteltypus. In diese Gruppe gehören die schlecht fliegenden Wasservögel, wie *Fulicula*, *Harelda*, *Gallinula*, und diejenigen Hühner, die keine großen Schmuckfedern haben, wie *Bonasa*, *Lagopus*, *Perdix*. Schweben oder Segeln können diese Tiere nicht, sie fallen schwer zu Boden, sobald die Flügelbewegung unterbrochen wird.

Das eigentliche Kennzeichen dieser Gruppe ist die Kleinheit der Flügel im Verhältnis zum Körpergewicht, und die Kürze der Flügel im Verhältnis zu deren Fläche.

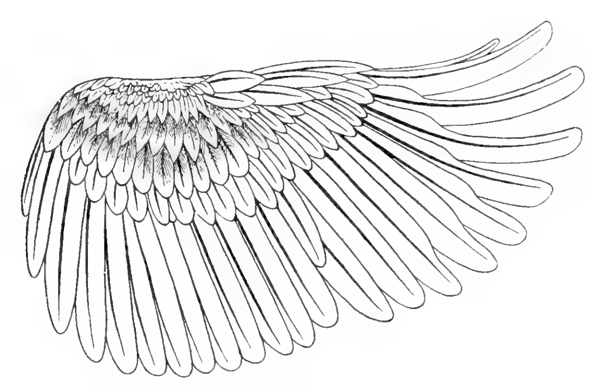


Fig. 72. Flügel des Haushahns nach Ahlborn.

II. Fasanentypus. Hierzu gehören die Hühner mit großen Schmuckfedern: *Phasianus, Tetrao, Urogallus, Pavo.* Diese stehen denen vom ersten Typus sehr nahe, haben aber eine größere Segelfläche eben durch ihre Federanhänge und fallen daher nicht so schnell. „Geradezu ein Hindernis für die rasche Fortbewegung wird die Steigerung des Segelareals beim Pfau; trotz verhältnismäßig großer und zumal langer Flügel und kräftiger Flugmuskeln fliegt derselbe nur sehr langsam.“ In dieser Bemerkung zeigt sich, wie mir scheint, die Schwäche der ganzen Betrachtungsweise. Es wäre wohl richtiger, solche Einzelheiten ganz für sich zu stellen, und diese zweite Gruppe gar nicht als solche einzuführen.

III. Sperlingstypus. Diese Gruppe zeigt gegen die vorige immer noch keinen merklichen Unterschied in der Segelfläche, sie umfaßt Sperlinge, Staare, Drosseln und Erdtauben, Schnepfen und Brachvögel, Regenpfeifer, Lerchen, Ibis. Diese fliegen ebenso wie die Wachteln mit raschen Flügelschlägen, können aber wenigstens auf kurze Strecken segelnd abwärts gleiten.

IV. Schwalbentypus. Dieser Typus wird vornehmlich unterschieden durch die Länge der Flügel und die Größe der Flügelmuskeln im Verhältnis zum Körpergewicht. Jeder einzelne Flügelschlag gibt einen gewaltigen Zuwachs an Geschwindigkeit und Höhe, und es können dazwischen weite Strecken segelnd durchmessen werden. *Hirundo apus* vermag nach Lanchester (41) bis zu 30 Sekunden vollkommen bewegungslos zu segeln. Dann findet meist

eine ganz kurze eigentümliche Schüttelbewegung statt, und wenn man diese mit dem Autor als unwesentlich ansieht, kann der Segelflug minutenlang währen.

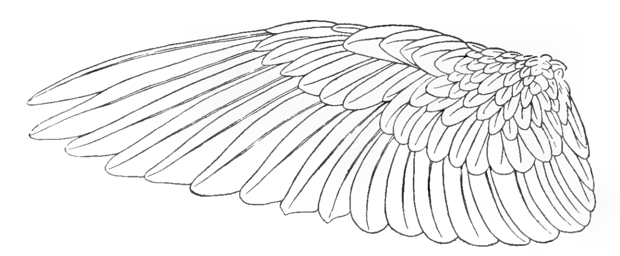


Fig. 73. Flügel der Taube, nach Ahlborn.

V. Geiertypus. Hierher gehören die Nebelkrähe, der Rabe, Kiebitz, Zwergreiher, Falken und Geier, Eulen, Pelikane und Störche. Gekennzeichnet ist diese Gruppe durch eine wesentlich größere Segelfläche im Verhältnis zum Gewicht, natürlich Quadratwurzel zu Kubikwurzel gerechnet. In dieser Gruppe tritt zuerst die Möglichkeit des Kreisens auf, die Müllenhoff durch eine nicht einwandfreie Hypothese erklärt. Krähen, Sperber, Hühnerhabicht können nur bei frischem Winde, Bussard, Milan, Störche, Geier auch bei schwachem Luftzug kreisen.

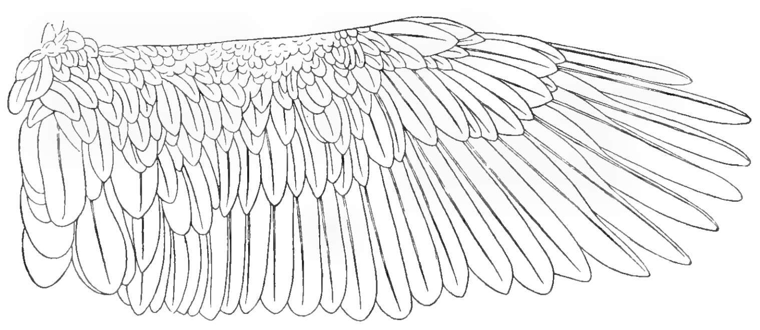


Fig. 74. Flügel des Adlers, nach Ahlborn.

VI. Möventypus. Diese Gruppe ist von der vorigen wiederum nicht durch die Maßzahl der Segelfläche, sondern durch die Form der Flügel gekennzeichnet. „Sie verhalten sich zu den Geiern, wie die Schwalben zu den Sperlingen.“

Besonders hebt Müllenhoff (58) die Fähigkeit der mövenartigen Vögel hervor, ihre Flügelfläche nach Belieben während des Segelns zu verkleinern, um sie der wechselnden Windstärke anzupassen.

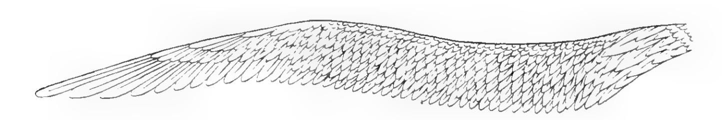


Fig. 75. Flügel des Albatros, nach Ahlborn.

Aus dieser Besprechung geht zur Genüge hervor, daß die Mannigfaltigkeit der Flugweisen der verschiedenen Vögel nicht durch eine einzige Maßbestimmung allein ausreichend bezeichnet werden kann. Wenn man auch zugeben muß, daß die Ordnung der Vögel nach der von Müllenhoff gewählten Zahl ungefähr ein Bild von dem Flugvermögen gibt, so läßt sich dies doch nicht für den einzelnen Fall benutzen.

Aussichtsvoller erscheint das Vorgehen Lanchesters (41), der zwar nur wenige Vogelarten in den Kreis seiner Betrachtung zieht, dafür aber auf Grund seiner Theorie des Segelfluges viel sicherer in die Mechanik des Vogelfluges einzudringen vermag. Diejenigen Vogelarten, die, wie die Taube, vorwiegend auf Ruderflug angewiesen sind, weist er als den ungünstigsten Gegenstand für die Untersuchung ohne Umstände ab. Dagegen vermag er die Bedingungen für den Flug der Schwalbe genau zu bestimmen und findet, daß sie bei Geschwindigkeiten, wie sie tatsächlich beim Flug auftreten, stabil und ausreichend unterstützt ist. Beim Albatros, *Diomedea exulans*, dagegen erweist sich die Stabilität als beträchtlich geringer als bei der Schwalbe. Die Bestimmung ist allerdings ziemlich unsicher, weil die Geschwindigkeit, die der Vogelkörper beim „natürlichen Gleitflug" haben würde, nur geschätzt ist und mehrere andere Maße, die für die Berechnung erforderlich sind, ebenfalls nicht genau genommen werden konnten. Daß das Verfahren aber die wirkliche Mechanik einigermaßen zutreffend darzustellen gestattet, ist aus folgenden Umständen ersichtlich. Lanchester hatte anfänglich gefunden, daß der Körper des Albatros (*Diomedea exulans*) der Anforderung der Stabilität nicht genügte, weil die Schwanzfläche viel kleiner war, als sie dazu hätte sein müssen. Später fand er in einer Schilderung im Berichte der Englichen Antarktischen Expedition die Angabe, daß der Albatros seine Schwimmfüße unter dem Schwanz ausgebreitet hält, so daß sie wie ein weißer Saum hinter dem schwarzen Schwanzrande vorstehen. Aehnliches berichtet auch Spears (79). Daraufhin legte Lanchester seiner Rechnung die Fläche des durch die Schwimmhäute vergrößerten Schwanzes zugrunde und fand nun die Stabilitätsbedingung erfüllt.

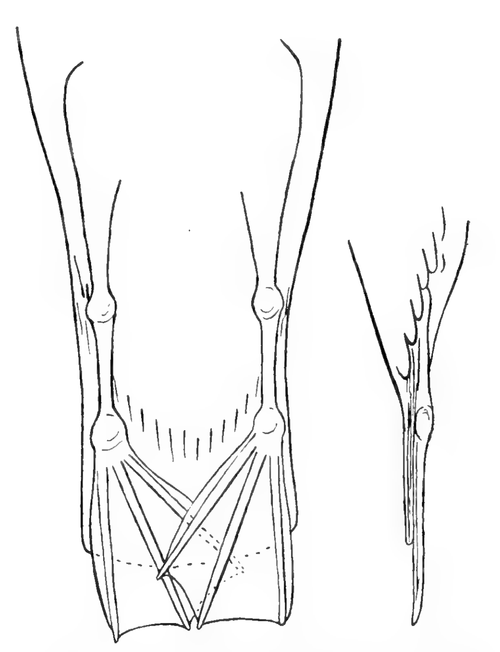


Fig. 76. Ergänzung der Steuerfläche des Schwanzes durch die Füße beim Albatros, nach Lanchester.

Es sei hier noch der Flug der Purzeltaube erwähnt, über die Lanchester zwar nichts sagt, deren Flugweise aber, wie der Ver-

gleich der Ahlbornschen Figur (Fig. 77) mit Lanchesters Kurventafel (vgl. Fig. 69, p. 207) zeigt, als eine Bestätigung für letztere gelten kann.

Ferner zeigte sich, daß die Fluggeschwindigkeit vieler kleiner Vögel beträchtlich größer ist, als nach der Berechnung zum Schweben erfordert wird. In diesen Fällen handelt es sich aber nicht um einfachen Schwebeflug, sondern der Vogel faltet während des Fluges periodisch die Flügel zusammen und läßt sich eine Strecke weit wie ein Bolzen fortschießen, um dann die verlorene Höhe durch erneuten Gebrauch der Flügel wiederzuerlangen (41, 73).

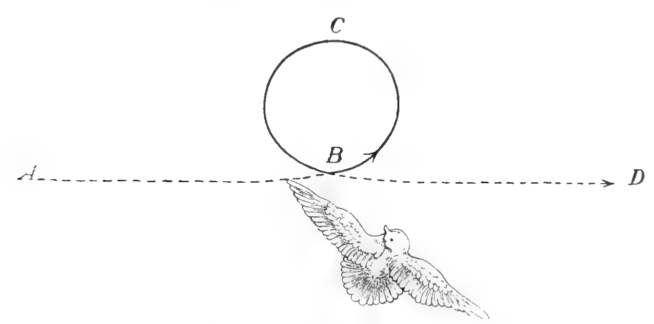


Fig 77. Flug der Purzeltaube, nach Ahlborn (1).

Der größte Vogel, an dem Lanchester diese Flugart beobachtet hat, ist der Grünspecht (*Picus viridis*) von 180 g. Größere Vögel, wie z. B. das Rebhuhn, schweben zwischen den Flügelschlägen mit ausgebreiteten Flügeln. Diese Angabe steht in Widerspruch mit Müllenhoffs Einteilung, nach der das Rebhuhn überhaupt nicht soll schweben können. Am besten zeigt sich diese sprungartige Flugweise bei der Bachstelze, die nicht selten auf einem Wege vor einem Fuhrwerk her geradeaus zu entfliehen sucht. Lanchester vergleicht die Flugweise der Bachstelze, wenn sie auf diese Weise vor einem Kraftwagen mit über 40 km Geschwindigkeit herfliegt, mit den Sprüngen eines geschleuderten Gummiballes. Die größte Zeitdauer des Fortschießens mit geschlossenen Flügeln im Verhältnis zur Dauer des Flügelschlages gibt Lanchester als 3 : 1 an. Dem entspricht die dritte der nebenstehenden Kurven, die diese Flugweise veranschaulichen (Fig. 78).

Den Zweck dieser Flugweise erklärt Lanchester, wie folgt: Bei einem kleinen Vogel kann die Flügelfläche verhältnismäßig groß sein, ohne daß das Gesamtgewicht

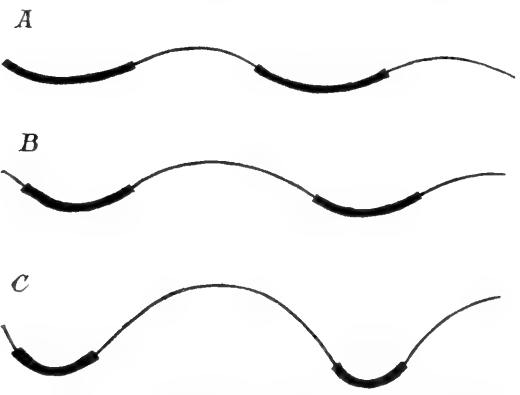


Fig. 78. Wellenflug, nach Lanchester. Die dicken Teile der Kurve stellen die Dauer des Flügelschlages dar, die dünnen sind die Bahn, die der Vogel mit angezogenen Flügeln zurücklegt.

dadurch besonders hoch wird. Unter gewöhnlichen Bedingungen ist es für einen Vogel zweckmäßig, größere Flügel zu haben, als für schnellen Schwebeflug vorteilhaft sind. Dem entspricht, daß nach Noguès und Richet (60) Tauben auch mit verschnittenen Flügeln zu fliegen vermögen. Wenn also solch ein Vogel schnell fliegen will, so bleibt ihm nichts übrig, als während eines Teiles der Flugbahn auf seine Flügelfläche zu verzichten (41).

Diese Beispiele zeigen, daß auf dem von Lanchester eingeschlagenen Wege die Mechanik des Vogelfluges mit der Zeit vollständig wird aufgeklärt werden können. Zurzeit ist weder die Flugtheorie, noch die Flugweise der einzelnen Vogelarten genügend bekannt, um eine umfassende Darstellung der mannigfachen Abarten des Vogelfluges zu erlauben.

Unter diesen verschiedenen Flugarten sei auf eine noch besonders aufmerksam gemacht, weil sie für die Mechanik des Fluges besonders interessant ist und trotzdem in den meisten Schriften übergangen wird. Dies ist das sogenannte „Rütteln", das man insbesondere vom Mäusebussard, aber auch vom Turmfalken und anderen kleinen Raubvögeln nicht selten sieht. Es besteht darin, daß der Vogel mit eigentümlicher „rüttelnder" Bewegung der Flügel an ein und derselben Stelle schwebend stillsteht. Wenn Wind weht, steht dabei der Vogel mit dem Kopf gegen den Wind, und es ist dann zwischen dem Rütteln und dem gewöhnlichen Fluge nur der Unterschied, daß die Geschwindigkeit relativ zur Luft so weit eingeschränkt ist, daß der Vogel über der Erde an Ort und Stelle bleibt. Ist dagegen kein Wind, so muß der Vogel, um sich an Ort und Stelle in der Luft zu halten, offenbar die ganze Schwebearbeit durch Flügelschläge leisten, und das Rütteln stellt dann ein Beispiel reinen Ruderfluges dar.

Es ist bezeichnend, daß gerade die kleinste Vogelart, bei der die Muskelkraft im Verhältnis zum Körpergewicht unter sonst gleichen Bedingungen am größten ist, sich vorzugsweise dieser Flugart bedient. Die Kolibris pflegen nämlich auf der Jagd nach Insekten, die sich in Blütenkelche verkrochen haben, mit ständig schwirrendem Flügelschlag vor der Blüte in der Luft schwebend, Halt zu machen, den Schnabel in den Blütenkelch zu senken und den Kopf dann wieder herauszuziehen, ohne dabei überhaupt einen festen Stützpunkt zu berühren.

Daß andere größere Vögel dazu kaum imstande sein dürften, kann man daraus schließen, daß Vögel, die gegen eine Mauer oder eine Glasscheibe fliegen, gewöhnlich an dem Hindernis, trotz fortwährender Flügelschläge, hinabsinken und nicht imstande sind, sich ohne Vorwärtsbewegung auf die Dauer vor dem Hindernis in der Luft zu halten.

Leider ist der Flug des Kolibris, der für die Theorie des Ruderfluges ein besonders lehrreiches Beispiel darstellen würde, in keiner mir bekannten Darstellung erwähnt. Auch über Maße und Gewicht scheinen keine Angaben vorzuliegen. Schon aus der Gestalt des Skelettes ist aber gewiß, daß die Flügelmuskulatur des Kolibris im Verhältnis zum Körpergewicht ganz außerordentlich stark ist (63).

C. Flugbewegung bei Reptilien.

Eine ganz besondere Ausbildung zum Flugtier zeigt die sogenannte Flugeidechse (*Draco volans* Linn.). Bei diesem Tiere sind seitliche

Flughäute ausgebildet, die von je sechs freien seitlich hervorragenden Verlängerungen der Rippen unterstützt sind (63).

Die Flügelfläche kann durch dünne Muskelstränge, die vom Halse zu den Rippen und zwischen den einzelnen Rippen verlaufen, angelegt und ausgebreitet werden; zu eigentlicher Flügelbewegung ist sie nicht fähig. Die mechanische Wirkung dieser Einrichtung ist also nur die eines Fallschirmes, der das Tier zu weiten Sprüngen befähigt. Das Verhältnis der Oberfläche zum Körpergewicht, das nur etwa 10 g beträgt, ist zwar günstiger als bei manchen Vögeln, da aber die Flügelfläche keine Ruderwirkung hat, kann das Tier nur etwa 5 bis 10 m weite Sprungflüge ausführen (12).

In fossilem Zustande sind bekanntlich verschiedene fliegende Reptilien aufgefunden worden, deren Flugvermögen dem der Vögel nichts nachgegeben haben dürfte. Die Flügelfläche war bei den Pterosauriern, ähnlich wie bei den Fledermäusen, durch eine Flughaut gebildet, deren Oberfläche im Verhältnis zum Körpergewicht mindestens ebenso groß gewesen ist wie bei den Vögeln. Bei manchen Arten waren die Knochen lufthaltig. Langley hat eine Rekonstruktion der größten bekannten Art unternommen, die mit 7 m Flügelweite die größten bekannten Vögel erheblich übertrifft (43).

Archiopteryx muß in bezug auf das Flugvermögen den Vögeln vollständig gleich gewesen sein, da hier der Bau des Reptils geradezu in den des Vogels übergeht, und die für den Flug wichtigste Einrichtung des Vogelkörpers, nämlich das Federkleid, in seinem vollen Werte entwickelt war (15).

D. Sprungflug bei Amphibien.

Unter den Amphibien ist nur ein einziges „fliegendes" Tier zu erwähnen, nämlich der von Wallace (84) auf Borneo entdeckte „Flugfrosch" *Rhacophorus Reinwardtii* Boje, oder nach neuerer Bezeichnung *Polypedates Reinwardtii*. Vor kurzem ist eine umfassende Beschreibung dieses Tieres von Siedlecki (78) erschienen, von der ich den Teil, der sich auf die Bewegungsweise bezieht, weil es sich um eine einzig dastehende Tierart handelt, die nur von wenigen beobachtet worden ist, vollständig wiedergeben will. Ich lasse von der mechanischen Beschreibung nur den Teil aus, der sich auf die Muskulatur des Beines bezieht, weil er mir nicht einwandfrei erscheint. Verf. gibt an, der Wadenmuskel verlaufe in gleichmäßiger, ziemlich geringer Dicke bis zur Ferse hinunter, so daß die Achillessehne sehr kurz sei. Die Länge des Muskels, leitet Verf. daraus ab, gewähre eine starke Verkürzung, und die Kürze der Sehne gestatte eine sehr rasche und fast unmittelbare Einwirkung des Muskels. Da vorher angegeben ist, die Muskelfasern verliefen schräg vom Knochen zu einer Aponeurose, so ist die „Länge" des Muskels für die Verkürzung nicht maßgebend. Ebensowenig ist die Kürze der Achillessehne als ein besonderer mechanischer Vorzug zu erkennen. Erwähnenswert ist dagegen, daß Verf. die Plantaraponeurose und ihre Ausstrahlungen auf die Finger und Zehen stärker findet als bei hiesigen Fröschen.

Siedlecki schildert weiter (78): „Die sogenannten ‚Flughäute', die zwischen den Fingern und Zehen ausgespannt sind, haben im Prinzip dieselbe Struktur wie die Schwimmhäute bei unseren Grasfröschen, nur ist die Anzahl der Hautdrüsen bei der javanischen

Art viel beträchtlicher als bei der unseren. Die Drüsen geben ein reichliches Sekret ab, das die weit ausgebreiteten Häute vor dem Austrocknen schützt. Das Kapillarnetz der Blutgefäße ist, entsprechend den zahlreichen Drüsen, mächtig entwickelt. Die Lymphkanäle bilden, nahe am freien Rande der Flughaut, ein sehr dichtes und engmaschiges Netz; zwischen den Fingerwurzeln werden die Lymphgefäße viel breiter, durch Verschmelzung einiger Zweige miteinander, und verlaufen fast parallel zu den Fingern. Wenn beim Zusammenschieben der Finger die Flughaut in kleine, fast zu den Fingern parallele Falten zusammengelegt wird, so kommen die größeren Lymphgefäße in die Wände dieser Falten zu liegen und werden dabei fast gar nicht zusammengedrückt, so daß trotz der Faltung der Haut der Lymphstrom keine Störung und keine Verlangsamung erleidet.

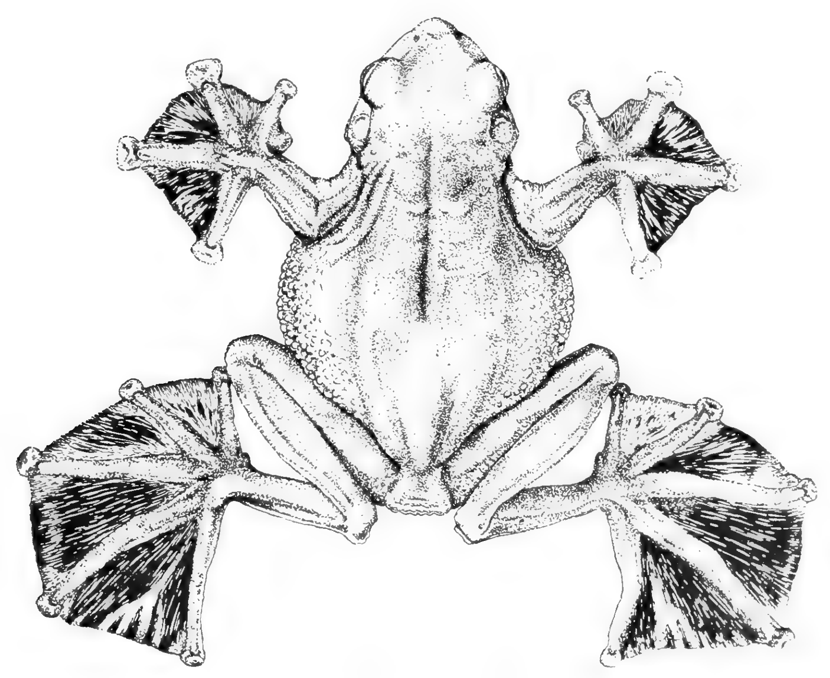


Fig. 79. Flugfrosch, nach SIEDLECKI.

Wenn man einen auf flachem Boden sitzenden Flugfrosch aufscheucht, so macht er einen überraschend weiten Sprung; sowohl kleine Männchen als auch große und schwere Weibchen sind imstande, auf eine Entfernung von $1^1/_2$—2 m zu springen, d. i. daß sie in einem Sprunge eine Strecke, die etwa 20mal die eigene Körperlänge beträgt, rasch durchfliegen können. Der Bogen, den sie dabei in der Luft beschreiben, ist ziemlich flach; in seiner größten Höhe ist er nur gegen 20 cm über die Bodenfläche erhoben, deswegen berührt der Frosch nach dem Sprunge den Boden unter einem spitzen Winkel. Die Geschwindigkeit der Bewegung im Sprunge ist sehr groß; wir konnten keine exakten Messungen durchführen, wir schätzen aber die

Zeit, in der eine Strecke von 2 m durchgeflogen wird, auf einen kleinen Bruchteil, etwa $^1/_4$ oder $^1/_3$ einer Sekunde.

Während des Sprunges, gleich nach dem Abstoßen von dem Boden, bringt der Frosch den ganzen Körper in eine sehr charakteristische „Schwebestellung" (Fig. 79) ein. Die Vorderbeine sind mit dem Ellenbogengelenk stark an den Körper gepreßt, die Vorderarme sind seitlich gestellt; deswegen werden die Hautfalten an den Vorderbeinen in der Form einer flachen Membran ausgebreitet. Die Hinterbeine werden so an den Körper geschoben, daß nur der tarsale Teil seitlich von demselben absteht. Der ganze Körper wird sehr stark aufgebläht infolge der Ausdehnung der mächtig entwickelten Lungensäcke. Die Finger und Zehen werden möglichst weit auseinandergespreizt, deswegen werden die Schwimmhäute in ihrer ganzen Fläche ausgebreitet. In dieser Schwebestellung kann der Körper des Flugfrosches eine sehr große Oberfläche bedecken. Darauf haben schon einige Autoren hingewiesen. Wallace schreibt, daß bei dem Borneo-Flugfrosche, dessen Körper etwa 4 Zoll lang war, die Oberfläche der ausgebreiteten Hinterbeinhäute gegen 4 Quadratzoll und die Schwimmhäute aller Extremitäten zusammen gegen 12 Quadratzoll bedeckten. Bei dem *Rhacophorus (Polypedates) nigropalmatus* fand Isenschmid, daß die Oberfläche der Phalangen samt den Häuten der beiden hinteren Extremitäten ungefähr 45 cm^2 beträgt, die der vorderen bloß 21 cm^2, also total 66 cm^2, während die Körperoberfläche bloß 56 cm^2 groß ist; diese Zahlen sind an toten Exemplaren gefunden worden. Um die wahre Oberfläche, welche der Flugfrosch während des Sprunges entwickelt, zu finden, haben wir das Tier mit einem Farbstoffe benetzt und dann zum Sprunge gereizt. Das Tier fällt nach dem Sprunge mit völlig ausgebreiteten Schwimmhäuten auf den Boden und berührt denselben mit seiner ganzen Unterseite, sogar mit dem Kinne; es entsteht also auf dem Boden eine farbige Silhouette, deren Umrisse die Grenzen der beim Sprunge entwickelten unteren Oberfläche darstellen. Diese Silhouette haben wir auf Koordinatenpapier kopiert; auf diese Weise haben wir die untere Oberfläche des ganzen Körpers eines mittelgroßen Weibchens auf 6800 mm^2 bestimmt, wobei auf die ausgebreitete Schwimmhaut eines Hinterfußes ungefähr 675 mm^2, auf die eines Vorderfußes ungefähr 375 mm^2 fallen.

Die Entwicklung einer so großen Oberfläche während des Sprunges kann mächtig zur Verminderung der Fallgeschwindigkeit beitragen, wenn man bedenkt, daß das Gewicht eines erwachsenen Männchens von *Polyp. Reinwardtii* nur zwischen 6—8,5 g, das eines erwachsenen Weibchens zwischen 16—19 g schwankt.

Ein Flugfrosch, der von einem flachen Boden auf einen hohen Gegenstand springt und dort sich befestigt, nimmt während eines solchen Sprunges (der sogar 40—50 cm hoch sein kann) die charakteristische Schwebestellung nicht an; im Gegenteil, sein Körper wird nicht aufgebläht, die Vorderbeine werden möglichst weit nach vorn, die Hinterbeine nach hinten gestreckt.

Am besten sieht man die Schwebestellung bei einem Sprunge von einer erhöhten Stelle auf den Boden. Wir haben den Frosch von Sträuchern, die mehr als 3 m hoch waren, direkt auf einen harten Boden springen gesehen. Beim Sprunge hat er anfangs eine horizontale Richtung genommen und beschrieb in der Luft eine Kurve, die unter einem spitzen Winkel den Boden berührte. Durch das Aufblähen

der Lungensäcke, das einerseits die Oberfläche des Körpers vergrößert und zugleich das spezifische Gewicht des Tieres vermindert, sowie auch durch das Ausbreiten der Extremitäten wird die Schwebestellung in ihrer Vollkommenheit erreicht (Fig. 79). Die riesigen Schwimmhäute werden schief zur Richtung der Schwerkraft gestellt, und deshalb wird auch die Fallrichtung in eine schiefe umgewandelt; bei der Berührung des Bodens unter einem spitzen Winkel wird der Körper des Tieres nur wenig erschüttert.

Davon, daß ein Tier die Fallrichtung wirklich umwandeln kann, haben wir uns oft überzeugt. Wenn wir einen Flugfrosch von einer großen Höhe (gegen 5 m) abfallen ließen, haben wir immer gesehen, daß dabei die ausgebreiteten Hinterfüße stark einige Male die Luft geschlagen haben, wonach sofort die charakteristische Schwebestellung angenommen wurde und der Frosch immer leicht und unter einem spitzen Winkel auf den Boden fiel. Die Art der Veränderung der Fallrichtung ist nicht so vollkommen, wie man sie bei *Draco volans* oder bei *Galeopithecus* sehen kann, sie trägt aber viel dazu bei, um die Erschütterung des Körpers beim Herabfallen zu mildern. Dieser letzte Zweck wird auch dadurch erreicht, daß die ausgebreiteten Schwimmhäute während des Falles durch leichte Beugung der Finger und Zehen nach oben gewölbt werden. Die Beine berühren also den Boden nicht mit der ganzen Sohlenfläche, sondern nur mit dem Rande derselben, wovon wir uns aus den, vom Flugfrosche auf Papier gelassenen Fußabdrücken überzeugt haben. Dadurch wird unter den Flughäuten ein wenig Luft eingeschlossen, die gleich einem elastischen Polster die Erschütterung des Körpers mildert.

Die Bedeutung der ganzen Fallvorrichtung, den der Körper des *Polyp. Reinwardtii* darstellt, ist für dieses Tier eine sehr große. Auf den Bäumen, auf denen dieses Tier sein Leben führt, finden sich auch die meisten seiner Feinde. In erster Linie wären hier die Baumschlangen zu nennen, von denen einige, wie z. B. *Dryophis prasinus* (nach Angaben von Ridley), sich hauptsächlich von den Fröschen und Eidechsen ernähren. Auch manche storchähnliche Vögel, wie z. B. die Marabus, haben wir oft ihre Beute auf den Bäumen suchen gesehen. Die plötzlichen und weiten Sprünge, zu denen der Flugfrosch dank seiner Fallvorrichtung befähigt ist, erlauben ihm rasch vor solchen Feinden zu flüchten. — Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß der Flugfrosch sich seiner Sprünge auch während der Jagd nach der Beute bedient. Im Magen dieses Tieres haben wir sehr oft die Ueberreste verschiedener großer und sehr scheuer Grillen gefunden, die tagsüber in der Erde unter oder zwischen den Baumwurzeln versteckt bleiben und nur nachts ihr Versteck verlassen. Diese Orthopteren sind niemals auf den Zweigen jener Sträucher oder Bäume zu sehen, auf denen die Flugfrösche zu finden sind; der Flugfrosch muß dieselben also mittels eines raschen Sprunges auf dem Boden erbeuten.

Die riesigen „Flughäute“ dienen dem Tiere im Wasser als große und mächtige Ruder; wir haben gesehen, wie ein ins Wasser geworfener Flugfrosch mittels eines Schlages mit den ausgebreiteten Hinterfüßen aus dem Wasser ziemlich hoch herausgesprungen ist. Trotz des Baumlebens haben die Tiere das Vermögen, sich im Wasser rasch zu bewegen, gänzlich behalten.“

Besonders wichtig ist vom Standpunkte der Flugmechanik die mit * bezeichnete Stelle. Siedlecki hebt hier auf Grund seiner Be-

obachtungen hervor, daß die Flughäute in gewölbter Stellung gehalten werden, offenbar ohne zu wissen, daß gewölbte Flächen eine so sehr viel günstigere Wirkung beim Segelflug gewähren. Er macht deshalb die Hypothese von der elastischen Wirkung der abgefangenen Luft beim Auffallen auf den Boden, die ja richtig sein mag, gegen die sich aber das Bedenken erhebt, daß sie nur für das Auftreffen auf glatte feste Flächen gelten kann.

Was die Angaben über die Weite des Sprunges auf ebenem Boden betrifft, so ist sie zwar überraschend, spricht aber doch nicht sehr zugunsten eigentlichen Flugvermögens, denn wenn diese Flugweite durch Segelwirkung erlangt wäre, müßte wohl die Form der Flugbahn merklich von der Parabelform des gewöhnlichen Sprunges abweichen. Dieser Unterschied wäre einer so scharfen Beobachtung, wie die Siedleckis offenbar gewesen ist, auf keinen Fall entgangen.

E. Sprungflug bei Fischen.

Unter den Fischen sind es zwei Arten, die seit uralter Zeit die Aufmerksamkeit der Beobachter durch ihre Flugleistungen auf sich gelenkt haben, nämlich

Dactylopterus volitans L. „Fliegender Fisch“, „Flughahn“ (Triglidae).
Exocoetus evolans L. Flughecht (Scombresocidae).

Während früher allgemein der Flug dieser Fische mit dem Vogelflug, insbesondere dem Flug der Schwalben verglichen wurde, hat Möbius (36) zuerst auf Grund genauerer Untersuchungen dargetan, daß es sich dabei ausschließlich um Sprünge handelt, die durch die Wirkung der zu Flügeln ausgebildeten Flossen zu einem Segelflug verlängert werden. Bei Krarup Hansen (39) ist allerdings schon in früherer Zeit deutlich ausgesprochen, daß der Flug der fliegenden Fische nicht als eigentliches Fliegen anzusehen sei. Dieser Auffassung hat nun A. Seitz lebhaften Widerspruch entgegengesetzt, während mehrere andere Beobachter der Ansicht von Möbius beigetreten sind und sie durch weitere Angaben bestätigt haben.

Die ältere Ansicht stützt sich vor allem darauf, daß während des Fluges Bewegungen der Flügel wahrzunehmen sind. Diese Bewegungen sind entweder grobe Ausschläge der ganzen Flossen oder Zitterbewegungen des hinteren Randes, die sich auch der ganzen Fläche mitteilen können.

Möbius stellt das Zittern der Flügel als einen rein passiven Vorgang hin, weil beim Anblasen mit einem Blasebalg selbst die Flügel in Weingeist aufbewahrter Exemplare dieselbe zitternde Bewegung zeigen. Die größeren Bewegungen werden von Dahl (19, 20) als Mitbewegungen während des Ruderns mit dem Schwanze gedeutet, nach meiner eigenen Erfahrung mit vollem Recht.

Die Beweise, auf die sich Möbius und seine Anhänger stützen, sind hauptsächlich folgende:

1) Die Muskulatur und der ganze Bau des Flossenapparates ist offenbar ungeeignet zu wirksamem Ruderfluge.

2) Der Flug beschränkt sich stets auf Strecken, die allen Berechnungen nach durch bloßen Segelflug zurückgelegt werden können.

3) Die Flugbahn hat niemals eine Form, die mit Sicherheit auf Hebungen durch eigene Bewegung schließen ließe.

4) Wenn man Flugfische in die Luft wirft oder, nach Dahl, sie

an einem Faden aufgehängt frei durch die Luft schwingen läßt, sieht man niemals, daß sie auch nur den geringsten Versuch zu Flatterbewegungen machen. Diese Gründe, insbesondere der letzte, dürften die Lehre von MÖBIUS, daß die fliegenden Fische nur zum Segelflug befähigt sind, überzeugend bekräftigen. Zu diesem Schlusse gelangt auch F. AHLBORN (2) in einer umfassenden Monographie, obgleich er, wie er selbst mitteilt, ursprünglich der entgegengesetzten Anschauung geneigt war.

Der Bau der Flugfische ist von MÖBIUS (56) genau untersucht. AHLBORN (2) fügt dieser Untersuchung noch nähere Angaben über die Muskulatur und Berechnungen über den Arbeitsaufwand beim Fluge hinzu. Der Bau der Flossenstrahlen ist dadurch ausgezeichnet, daß die Halbstrahlen an der unteren Flossenfläche vorspringen, so daß sie als hochkantige Träger die Flosse versteifen. Die Art, wie sie aneinander gereiht sind, und die Gemeinsamkeit der Muskeln bewirkt, daß die Flossen nur als Ganzes bewegt werden. AHLBORN trennt mehrere Muskelsysteme, die den Bewegungen des Vorziehens oder Ausspreizens, des Herabziehens, des Anziehens oder Zusammenlegens und des Hebens dienen. Das Hauptergebnis seiner Untersuchung ist: „Ein Muskel, dessen Fasern wie die des großen Flugmuskels der Vögel nach hinten und unten gerichtet wären, ist bei den Exocöten nicht vorhanden. Es kann daher durch die Tätigkeit der Brustmuskeln auch nicht ein echter Flügelschlag, ein motorischer Antrieb nach vorn, ausgelöst werden."

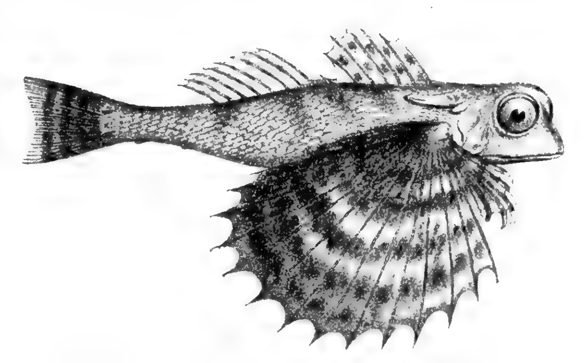


Fig. 80. *Dactylopterus volitans*, nach AHLBORN.

Bei *Dactylopterus* ist nach AHLBORN im Gegensatz zu *Exocoetus* der vordere Rand der Flügel nur wenig steifer als der hintere. Der ganze Flügel soll mehr für „passives Vibrieren" als für eigentliches Tragen gebaut sein.

Besonders wichtig für die Theorie des Fluges und den Vergleich mit anderen fliegenden Tieren ist die Untersuchung des Gewichtes und der Kraft der Flugmuskeln im Vergleich zur Flügelgröße und zum Körpergewicht. Schon MÖBIUS führt in dieser Beziehung folgende Zahlen an: Nach HARTING verhält sich das Gewicht der Flugmuskeln zu dem des ganzen Körpers bei Vögeln wie 1 : 6,22, bei Fledermäusen wie 1 : 13,6, bei Exocöten wie 1 : 32,4 (33). Die Flügelgröße berechnet MÖBIUS im Verhältnis zum Körpergewicht nach der Formel $n = \frac{\sqrt{F}}{\sqrt[3]{P}}$, wo n das gesuchte Verhältnis, also die „relative Flügelgröße", F die Oberfläche des Flügels und P das Körpergewicht ist. n ist bei fliegenden Fischen = 1,72, bei Vögeln 2,27, bei Fledermäusen 2,74. AHLBORN (2) betont, daß, wenn man statt des Mittelwertes der ver-

schiedenen Vögel die kleinsten Werte zum Vergleich nimmt, die Flugfische in bezug auf die Flügelgröße sich unmittelbar an die Reihe der Werte bei Vögeln anreihen.

Exocoetus volans	n	= 1,65
Bombycilla garrula	„	= 1,69
Dactylopterus volitans	„	= 1,79
Rallus aquaticus	„	= 1,81

Ahlborn stellt ferner noch andere Werte zum Vergleich auf, indem er die Größe der Flugmuskeln zur Größe der Flügelfläche in Beziehung setzt, und findet, daß in dieser Beziehung die fliegenden Fische hinter den eigentlichen Flugtieren weit zurückstehen. Es seien hier noch die Angaben über ein Exemplar von *Dactylopterus* und eines von *Exocoetus* hergesetzt, die Ahlborn als typisch seinen Betrachtungen zugrunde gelegt hat (2):

Dactylopterus: Länge 18,5 cm mit Schwanz, 15,5 ohne Schwanz. Gewicht 61,75 g, Brustmuskeln einer Seite 0,91 g, Flossenlänge 10,5 cm, Flugfläche 75,4 qcm.

Exocoetus rufipinnis: Gewicht 165 g, Körperlänge ohne Schwanz 25 cm, Flügellänge 18 cm, Bauchflosse 8,5 cm lang, 5 cm breit. Fläche beider Flügel 218 qcm, der Bauchflossen 42 qcm, der Bauchfläche 37 qcm, zusammen also 298 qcm.

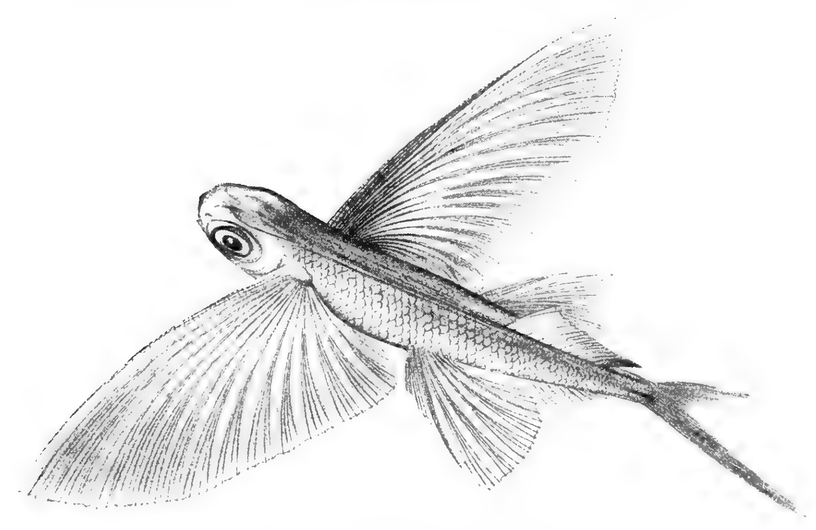


Fig. 81. *Exocoetus*, nach Ahlborn.

Die genauere Analyse des Fluges, wie sie von F. Ahlborn (2) gegeben wird, ist im Lichte der neueren Anschauungen auf dem Gebiete der Lehre vom tierischen Flug in verschiedenen Punkten mangelhaft. Es wird die Bauchfläche der Flügelfläche zugezählt, ohne zu beachten, daß die Wölbung der Bauchfläche nach unten die tragende Wirkung beeinträchtigt, und daß der vorhandenen Wirkung eine entgegengesetzte Wirkung der nach oben gewölbten Rückenfläche gegenübersteht. Es wird ferner der Widerstand der schräg gestellten Tragfläche einfach nach der Formel $W = 0{,}13\ Fv^2 \sin\alpha$ berechnet, die

sich als unzutreffend erwiesen hat. Ich selbst habe im Anschluß an Möbius darauf hingewiesen, daß, wenn man die von Lilienthal für gewölbte Flügelflächen gefundene Tragewirkung bei der Berechnung des Fluges der Fische zugrunde legt, die Geschwindigkeit, bei der der Fisch von der Luft getragen wird, nur 9 m zu betragen braucht (11). Ahlborn kommt zu dem Ergebnis, daß ein fliegender Fisch von 165 g, der mit einer Geschwindigkeit von 20 m gegen einen Wind von 10 m aufspringt, sich bis zu 16 Sekunden in der Luft halten und dabei 200 m außerhalb des Wassers zurücklegen könne. Seitz schätzt allerdings die Flugdauer und Weite viel größer, nämlich auf bis zu 500 m in 1 Minute, wobei die Geschwindigkeit geringer wäre. Ahlborn meint aber, diese Angaben geradezu für irrtümlich erklären zu dürfen. Nach meinen Beobachtungen sind die größten Flüge der kleineren *Exocoeten* mit ziemlich genauer Uebereinstimmung auf 10—12 Sekunden Dauer und 100—120 m Entfernung beschränkt. Eben diese Uebereinstimmung ist ein Beweis, daß, selbst wenn Flügelbewegung im Spiele ist, diese nur einen sehr geringen Einfluß auf die Dauer des Fluges hat.

Bei der ganzen Streitfrage handelt es sich aber nur darum, ob überhaupt eine noch so geringe Arbeit der Flügel anzunehmen ist.

Aus der Form der Flugbahn läßt sich kein sicherer Schluß auf selbsttätige Hebung des Fisches ziehen. Die *Exocoeten* der kleineren Art springen meist scharenweise, die größeren vierflügligen einzeln, gegen den Wind in schräger Richtung aus dem Wasser, steigen bis etwa 3—4 m empor und streichen dann in absteigender Linie über das Wasser hin. Wenn sie gegen das Ende des Fluges den Wellen nahekommen, machen sie oft noch eine oder mehrere Hebungen und Senkungen, durch die sie über die unter ihnen fortrollenden Wellen fortkommen, und schließlich fallen sie plätschernd ins Wasser zurück. Beim Auftauchen zu Beginn des Fluges kann man deutlich sehen, wie sie sich durch gewaltige Schwanzschläge die erforderliche Sprunggeschwindigkeit erteilen. Es findet dabei eine Zickzackbewegung des ganzen Körpers statt. Hieraus und daraus, daß die größte Erhebung zu Anfang des Fluges erreicht wird, während die Hauptstrecke eine abwärts geneigte Bahn bildet, ist zu folgern, daß im ganzen der Flug nur als ein verlängerter Sprung anzusehen ist. Die Hebungen am Schluß des Fluges können auf verschiedene Weise gedeutet werden. Alle Beobachter sind darin einig, daß diese Hebungen nur stattfinden, wenn eine Welle sich in der Verlängerung der Flugbahn erhebt. Es ist nun sehr wahrscheinlich, daß über einer sich hebenden Welle eine entsprechende aufwärts gerichtete Luftwelle entsteht, durch die die Hebung bewirkt sein könnte. Einige Beobachter (76) behaupten freilich, daß die Hebungen durch Flügelschläge bedingt seien. Nach meiner Erfahrung nimmt man aber Flügelbewegung während dieser Hebung nur wahr, wenn der Fisch so nahe über dem Wellenkamm schwebt, daß er mit der herabhängenden, nach unten verlängerten Schwanzflosse das Wasser streift. Mitunter sieht man deutlich, daß in diesem Falle der Fisch, halb eingetaucht, von neuem durch Schwanzschläge seine Geschwindigkeit erhöht, und darauf wieder die Wasseroberfläche verläßt, also einen zweiten Segelflug an den ersten anschließt. Da nun, wie Dahl angibt und ich bestätigen kann, bei diesen Schwanzschlägen der ganze Körper in Mitbewegung gerät und die Flügel heftig schwanken, kann wohl hierbei der Eindruck entstehen, als höbe sich der Fisch durch Flügelschläge.

Seitz (76) dagegen behauptet die Flügelschläge auch dann gesehen zu haben, wenn die Fische vollkommen frei in der Luft schwebten, und gibt sogar an, daß die Frequenz der Schläge bei kleineren Fischen 30, bei größeren 10 in der Sekunde betrage. Es scheint mir, als gehe dies über die Grenzen dessen, was man durch bloße Betrachtung feststellen kann, hinaus, selbst wenn man in Betracht zieht, daß Seitz viel häufigere und günstigere Gelegenheit zur Beobachtung gehabt hat als die meisten anderen Beurteiler. Bei den hohen Zahlen, die Seitz für die Frequenz der Flügelschläge gibt, kann es auch wohl sein, daß er die Zitterbewegung der Flügel im Auge gehabt hat, die nach Möbius, Dahl und anderen als eine rein passive zu betrachten ist.

Endlich ist noch zu erwähnen, daß die Flugfische häufig auf das Deck selbst hochgebauter Schiffe niederfallen, woraus man hat schließen wollen, daß sie über den Rand emporflattern. Möbius (56) führt dies indessen auf die aufsteigende Luftwelle zurück, die sich durch die Stauung des Windes an der Schiffswand bildet. Uebrigens kann man diese Beobachtung sehr gut gerade im umgekehrten Sinne verwerten, denn wenn die Fische flattern könnten, wäre doch zu erwarten, daß sie sich über die kurze Strecke, die die Breite des Schiffes ausmacht, durch Flügelschläge forthelfen würden.

An diese Betrachtung schließen sich die Versuche an, gefangene lebende Flugfische zum Flügelschlagen zu bringen, unter denen besonders die von Dahl (19, 20) zu beachten sind. Alle Beobachter sind darin einig, daß man an gefangenen Fischen wohl ein Ausbreiten oder Schütteln der Flügel wahrnimmt, niemals aber auch nur einen einzigen Flügelschlag, der auch nur einen kleinen Teil des Gewichtes des Fisches zu heben vermöchte. Dahl hat diese Beobachtung vervollständigt, indem er Exocöten an langen Schnüren in wagerechter Stellung aufgehängt durch die Luft schwingen ließ, sie aus der Hand in die Luft warf, kurz alle Bedingungen herzustellen suchte, die das Tier zur Anwendung seiner Flugkraft bewegen könnten, wenn solche Flugkraft vorhanden wäre. Alle diese Versuche hatten nicht den geringsten Erfolg.

F. Flug der Insekten.

1. Flug der Insekten im allgemeinen.

Die fliegenden Insekten unterscheiden sich von den anderen fliegenden Tieren weniger durch die Art, wie sie fliegen, als vielmehr durch die Art, wie die Anpassung an die Bedingungen des Fliegens bei ihnen zustande gekommen ist.

So sind die Flügel der Insekten morphologisch nicht als umgewandelte Extremitäten, sondern als Rückenanhänge zu betrachten (30). Das spezifische Gewicht der Insekten, wenn man die äußere Umgrenzung ihrer Gestalt zum Maße der Leibesgröße macht, ist, ähnlich wie bei den Vögeln, klein, aber nicht dadurch, daß sie von außen mit einer leichten Hülle bekleidet sind, sondern dadurch, daß sie im Innern viele Hohlräume enthalten. Aeußerst geeignet zum Bau von Flugapparaten erscheint ferner der Stoff, aus dem das Körpergerüst der Insekten geformt ist, das Chitin. Die Festigkeit des Chitins gibt dem Insekt einen ebenso großen Vorteil für die Bewegung in der Luft, wie dem Vogel die Federbekleidung. Von der Fähigkeit der

Flugmuskeln, sich in sehr schneller Folge zusammenzuziehen, ist schon im ersten Teil die Rede gewesen.

Die meisten fliegenden Insekten haben zwei Flügelpaare, von denen bei einigen das vordere, bei anderen das hintere verkleinert oder ganz geschwunden ist. So entsteht folgende Zusammenstellung (15):

Neuroptera (Pseudoneuroptera),
beide Flügelpaare gleich groß.

Orthoptera Hinterflügel größer	**Lepidoptera,** Rhynchota Vorderflügel größer
Coleoptera Vorderflügel zu Elytren geworden	**Hymenoptera** (Sphingina). Vorderflügel viel größer
(Strepsiptera) bloß Hinterflügel	**Diptera** bloß Vorderflügel

Die Flügel bestehen aus einem Gerüst von sehr feinen hohlen Chitinbalken, zwischen denen eine durchsichtige tote Membran ausgespannt ist. Ihre Fläche ist bei den besten Fliegern (Neuroptera) glatt, der Rand schlicht, bei anderen ist die Fläche behaart, gefältelt, von vorspringenden Leisten durchkreuzt, bei den Schmetterlingen mit lose haftenden Chitinschüppchen bedeckt, der Rand gezackt, mit Haaren gesäumt und so fort. Die Anordnung des Flügelgerüstes wird bei der systematischen Einteilung als Kennzeichen benutzt und ist daher so genau untersucht, daß die einzelnen Maschen und Felder, in die die Flügelfläche zerfällt, ihre besonderen anatomischen Namen haben (30). Für die Mechanik des Fluges hat diese feine Unterscheidung noch keine Bedeutung, sondern der ganze Flügel muß annäherungsweise als eine einzige ebene Fläche gelten.

Die Hauptstrahlen des Flügelgerüstes sind einzeln durch verschieden gebaute Gelenke mit dem Thorax vereinigt. Es finden sich Eigelenke, Drehgelenke und eigentümliche freie Scharniergelenke, aus einem schlingenförmigen Chitinstück gebildet, in das das hakenförmig gebogene Ende des Flügelstrahles beweglich eingreift. Die Gelenke sind von straffen Kapseln umgeben. An die einzelnen Strahlen setzen sich die Flügelmuskeln an, deren meist eine große Anzahl vorhanden ist. Der Mechanismus der Gelenke und Muskeln ist wie der Bau der Flügel eingehend untersucht, doch kommen die Einzelheiten für die Mechanik des Fluges im allgemeinen nicht in Betracht (45).

Der Bau der Flügel bringt es mit sich, daß sie selbst bei den Insekten, bei denen sie unter die Flügeldecken zusammengefaltet werden, während des Fluges starr ausgebreitet bleiben.

Bekanntlich hat Marey (50, 53) zuerst über die Form der Flügelbewegung der Insekten genaue Angaben gemacht. An in der Luft festgehaltenen Insekten wies er durch verschiedene Methoden nach, daß die Flügelspitze eine geschlossene 8-förmige Bahn in der Luft durchläuft. Marey glaubte diese Bewegungsform einfach daraus erklären zu können, daß der Flügel beim Niederschlage, der nach dieser Hypothese einfach senkrecht geführt sein sollte, durch den Luftwiderstand windschief gebogen werde. Weil nämlich der vordere Rand des Flügels steifer sei als die übrige Fläche, gebe diese dem Druck nach und stelle sich schief. Dadurch entstünde ein Antrieb nach vorn, so daß der ganze Flügel beim Niederschlage gezwungen werde, nach vorn auszuweichen. Dasselbe geschähe in umgekehrtem Sinne bei der Hebung des Flügels, und so käme die 8-förmige Bewegung der Flügelspitze zustande. Obschon man auf diese Weise an einem Modell

sehr gut die 8-förmige Bewegung hervorrufen kann, so liegt doch auf der Hand, daß diese Erklärung nicht zutreffend ist. Denn da der elastische Widerstand des Flügels immer gleich ist, müßte bei gleich schnellem Niederschlagen des Flügels immer dieselbe Ablenkung der Flügelspitze erfolgen, d. h. es müßte mit gleichem Auftrieb, den das Insekt durch das Niederschlagen des Flügels gewinnt, auch immer ein gleicher Antrieb nach vorn verbunden sein. Es würde dann zwischen Fliegen nach oben und nach vorn stets ein ganz bestimmtes Verhältnis bestehen, und das Insekt würde immer nur unter ganz bestimmtem Neigungswinkel aufwärts fliegen können.

Uebrigens ist die Bewegungsform bei verschiedenen Insekten durchaus nicht so gleichmäßig, daß eine so einfache Hypothese für alle Arten des Insektenfluges genügen könnte.

Im Gegenteil hat v. Lendenfeld (45) durch sehr sorgsame Untersuchung erwiesen, daß bei den Libellen die Bewegung der Flügel keineswegs dem von Marey als allgemeingültig angenommenen Schema entspricht, und daß die Einstellung der Fläche statt passiv durch elastische Kräfte bewirkt zu sein, vielmehr durch eine verwickelte Koordination der Flügelmuskeln zustande kommt. Dem entspricht auch die Angabe Bulls (13), der den Flug der Insekten mit äußerst vollendeter photographischer Technik untersucht hat, daß die beiden Flügel der Libelle ungleiche Tätigkeit zeigen, und zu gleicher Zeit in verschiedenen Phasen des Schlages begriffen sind. Die Flügel schlagen von oben hinten nach unten vorn, krümmen sich dabei aktiv, so daß sie nur am oberen Punkte ihrer Bahn plan sind, und führen zugleich während des Schlages eine aktive Torsion aus.

Schon Burmeister (14) hatte, von der Tatsache ausgehend, daß Wespen und Pferdebremsen in der Luft fliegend stillzustehen vermögen, die Einstellung der Flügel als eine willkürliche Tätigkeit der Insekten bezeichnet.

Da Pettigrew (67) besonderen Wert darauf legt, daß er die 8-förmige Bewegung der Flügel am festgehaltenen Insekt vor Marey beschrieben hat, und diese Beobachtung im Sinne seiner Theorie der schraubenförmigen Bewegungen (vgl. p. 66) auszunützen sucht, so sei darauf hingewiesen, daß Marey diese Bewegungsform, die auch dem Vogelflügel zukommt, ganz richtig als bloße Relativbewegung der Flügel zum Körper hinstellt. Beim freien Fluge kann erstens die Form der Bewegung selbst eine andere sein, da die Widerstände sich mit der Bewegung des Körpers durch die Luft ändern, zweitens aber nimmt die Bewegung der Flügelspitze im Raume durch die schnelle Fortbewegung des ganzen Körpers die Form einer Wellenlinie mit steilerem, konkav ansteigendem und flacherem, beinahe geradlinig absteigendem Aste aus.

Die Beziehungen dieser Form des Flügelschlages zur Mechanik des Fluges ist vorläufig noch völlig dunkel.

Im Vergleich zu den anderen Flugtieren steht die Mehrzahl der fliegenden Insekten in bezug auf die mechanischen Bedingungen sehr ungünstig. In Müllenhoffs (58) Zusammenstellung, nach der Maßzahl $\sigma = \frac{F^{\frac{1}{2}}}{P^{\frac{1}{3}}}$, d. h. nach dem Verhältnis der zweiten Wurzel aus der für den Segelflug in Betracht kommenden Oberfläche zur dritten Wurzel aus dem Körpergewicht, stehen die meisten Insekten zu Anfang an niedrigster Stelle:

	P	F	σ
Eristalis	0,0882	0,66	1,82
Bombus	0,2570	1,48	1,91
Geotrupes	0,9975	3,80	1,95
Apis	0,0742	0,72	2,02
Hydrophilus	4,9500	13,00	2,12
"	3,1750	11,70	2,34
Dytiscus	1,9620	7,75	2,22
"	1,2770	8,65	2,71
Melolontha	0,6670	4,60	2,45
"	0,9508	6,70	2,63
Musca dom.	0,0100	0,70	2,54

Dagegen fehlt es auch nicht an Beispielen von besserer Anpassung zum Fluge, wie:

Libellula	0,2	12,0	6,0
Rhodocera rhamni	0,1284	11,7	6,78
Pieris brassicae	0,0818	9,78	7,21

von denen die letzte sogar an höchster Stelle in der ganzen Reihe steht.

Es ist klar, daß man bei so verschiedenen Tieren, wie etwa die größten Käfer, die kleinsten Mücken, die Libellen und die Schmetterlinge, auch sehr verschiedene Ausbildung zum Fliegen finden muß. Dieser Unterschied spricht sich auch deutlich in der Zahl der Flügelschläge in der Sekunde aus (50):

	Schlagzahl	Gewicht
Musca	330	0,016
Bombus	240	0,44
Apis	190	0,09
Vespa	110	0,11
Macroglossa	72	0,16
Libellula	28	0,9
Pieris	9	0,08

Diese Reihenfolge entspricht der Regel, daß bei gleichartigen Tieren die Bewegung der kleineren schneller vor sich geht (vgl. p. 39). Man sieht aber, daß die Regel keineswegs auf Tiere verschiedener Art zu übertragen ist, da der Schmetterling, obgleich an Masse und Ausdehnung hinter einigen anderen zurückstehend, eine viel geringere Schlagzahl aufweist.

Wie schon bei den Vögeln, tritt noch mehr bei den Insekten der Umstand hervor, daß der Flugmechanismus bei den verschiedenen Arten sehr viele verschiedene Grade der Leistungsfähigkeit darbietet. Offenbar sind bei einigen Arten Flügelfläche und Flugmuskulatur ganz unverhältnismäßig stark entwickelt. Dies läßt sich durch den Versuch erweisen, indem man die Flügel durch Stutzen verkleinert und es zeigt sich dann, daß viele Insekten mit sehr stark verminderter Flügelfläche noch ganz gut zu fliegen imstande sind. Unter diesen Umständen ist es klar, daß die Vergleichung solcher Insektenarten mit anderen, bei denen die Flugkraft eben nur ausreichend ist, zu Widersprüchen führen muß. Für manche Insekten liegt übrigens die Notwendigkeit vor, daß sie mit einem großen Ueberschuß an Flugkraft ausgestattet seien, weil sie unter gewissen Bedingungen eine viel größere Körperlast zu tragen haben. Eine Mücke z. B., die 0,003 g wiegt, hat 30 qmm Flügelfläche, also auf 1000 g Körperlast nicht weniger als 10 qm Fläche, mehr als selbst die Schmetterlinge.

Die Taube, mit 290 g Gewicht und 750 qcm Flügelfläche, hat dagegen auf 1 kg nur 0,25 qm (58). Die Mücke nimmt aber, wenn sie Blut saugt, mehr als ihr eigenes Gewicht auf und muß auch in diesem Zustande noch fliegen können.

2. Flug verschiedener Insektenarten.

Es sind namentlich fünf Gruppen von Insekten, bei denen die Mechanik des Fluges näher untersucht worden ist, nämlich Käfer, Libellen, Wespen, Fliegen, Schmetterlinge.

Die Käfer sind, wie aus den oben angeführten Zahlen aus Müllenhoffs Tabelle zu ersehen, in bezug auf das Verhältnis der Flügelgröße zum Gewicht schlecht gestellt, und dem entspricht auch die Beobachtung, daß sie stets nur auf kurze Zeit, höchstens einige Minuten fliegen. Griffini hat den Flug von *Dytiscus* (31) genauer beobachtet und beschreibt, wie der Käfer vor dem Fluge die Flügeldecken ein klein wenig öffnet und dann die Flügel, ohne sie zu entfalten, in eine zitternde Bewegung versetzt, die den ganzen Körper erschüttert und ein summendes Geräusch verursacht. Die Tonhöhe dieses Geräusches steigt immer schneller an, und wenn sie zuletzt einen bestimmten, sehr hohen Ton erreicht, schlägt der Käfer, der sich auf dem mittleren Beinpaar hoch aufgerichtet hat, die Flügeldecken und Flügel auseinander und fliegt auf, um nach kurzem Fluge in schwerem Fall zur Erde zu kommen. Dies beobachtet man auch nicht selten im Freien und es ist also die normale Form der „Landung“. Die Flügeldecken sollen nach Chabrier u. a. eine wesentliche Rolle beim Fluge spielen. Griffini hat gefunden, daß, wenn man die Flügeldecken einseitig stutzt, der Flug namentlich in bezug auf die Steuerung behindert ist. Stutzt man dagegen beide Flügeldecken, so macht das anscheinend nichts aus, solange noch etwa die Hälfte stehen bleibt. Der Käfer fliegt dann nicht nur, sondern weicht Hindernissen geschickt aus. Ganz ohne Flügeldecken kann dagegen der Käfer überhaupt kaum fliegen. Griffini weist aber darauf hin, daß in diesem Falle auch das Gleichgewicht des Körpers gestört ist. Doch scheint es mir, als müsse der Luftwiderstand der Flügeldecken ohne Frage einen stärkeren Einfluß auf den Flug haben, als ihr bloßes Gewicht, so daß man Griffinis Versuch als eine Bestätigung der Tatsache ansehen kann, daß die Flügeldecken der Käfer beim Fluge als Segelflächen mitwirken.

Der Flug der Libellen ist, wie oben erwähnt, von Lendenfeld (46) sehr genau untersucht worden. Schon Plateau (68) hat an *Aeschna* und *Libellula* Belastungsproben im Fluge vorgenommen und folgendes festgestellt:

	Gewicht in g	Maximale Tragkraft in g	Verhältnis im Max.
Aeschna grandis	0,873	0,691	1,17
Libellula	0,115	0,157	1,62

Auch nach Müllenhoff steht die Libelle an Segelvermögen unter den Flugtieren sehr hoch. „Der denkwürdigste Fall“, sagt Vitus Graber (30) über den Flug der Libellen, „ist aber doch der, den uns der berühmte Leeuwenhoek mitteilt. Er sah einmal einer Schwalbe zu, die nicht weniger als eine Stunde hindurch in einem langen Korri-

dor einer kleinen Wasserjungfer nachjagte, ohne sie zu erwischen, letztere blieb ihrer Verfolgerin immer wenigstens um eine Klafter voraus."

An der Wespe hat Marey (50) seine Hypothese vom Flug der Insekten ausgearbeitet, die, wie oben angegeben, nicht als stichhaltig gelten kann. Gerade für den Flug dieser Insekten ist es bezeichnend, daß sie in der Luft stillzustehen vermögen, was mit Mareys Anschauung unvereinbar ist. Besonders aber ist in diesem Zusammenhange eine Bemerkung Peckhams (66) über *Pompilus marginatus* hervorzuheben. „Wir haben", schreibt er, „zweimal gesehen, wie eine *Marginatus* sich eine Spinne griff und damit auf eine weite Strecke, gegen 4—5 Fuß, rückwärts flog. Dies erinnert an die Raubwespe, von der berichtet wird, daß sie, rückwärts vor einem laufenden Pferde her fliegend, die Schnaken fängt, die es umspielen." Ein Rückwärtsflug steht, soweit mir bekannt, im Tierreich sonst ohne Beispiel da. Er erfordert eine völlige Umwendung der Flügelstellung, denn solange der vordere Rand der Flügel dem hinteren vorauseilt, muß notwendig ein Antrieb nach vorn bestehen, und damit ein Antrieb nach rückwärts stattfindet, muß der hintere Flügelrand dem vorderen vorauseilen. Da der hintere Rand der Flügel stets schwächer, die ganze Form der Flügel in transversaler Richtung unsymmetrisch ist, muß man annehmen, daß auch die Form des Flügelschlages beim Rückwärtsfliegen verändert und den besonderen Bedingungen angepaßt sein muß. Es liegt also in dieser Beobachtung der allerstärkste Beweis, daß die Bewegung des Wespenflügels durch Muskeltätigkeit in ganz beliebiger Weise abgeändert werden kann, und daß also auch seine normale Form von der Art der Muskeltätigkeit abhängt, und nicht von einfachen mechanischen Bedingungen.

Plateau (68) gibt über die Tragkraft von *Bombus* und *Apis* folgende Zahlen:

	Gewicht in g	Größte Last	Verhältnis im Max.
Bombus	0,214	0,134	0,87
Apis	0,085	0,065	1,00

Es kann demnach eine Biene im günstigsten Fall eine Last, die ihrem eigenen Gewicht gleich ist, im Fluge tragen. Die Leistung ist in diesem Falle hauptsächlich der Stärke und Schnelligkeit der Muskelarbeit zu danken, denn wie aus Müllenhoffs Tabelle hervorgeht, stehen *Bombus* und *Apis* in bezug auf die Größe der Flügelflächen fast an tiefster Stelle im ganzen Reich der Flieger.

Die Fliegen verhalten sich in bezug auf das Flugvermögen sehr ähnlich wie die Wespen. Nach Plateau (68) ist ihr Tragvermögen sehr hoch, noch höher als das der Libellen.

	Gewicht in g	Größte Last	Verhältnis im Max.
Eristalis tenax	0,097	0,144	1,48
Musca domestica	0,013	0,023	1,77

Auch in diesem Falle ist es die Geschwindigkeit und Kraft der Muskelarbeit, die diese Wirkung hervorbringt, wie denn *Musca* nach der Angabe von Marey (51) die größte Schlagzahl, 330 in der Sekunde, darbietet. Daneben kommt der allgemeine Grundsatz in Betracht, daß die kleineren Tiere im Verhältnis zu ihrem Gewicht über größere

Muskelkraft verfügen, denn die Fliegen zählen selbst unter den Insekten zu den kleineren Arten.

Eine ganz andere Stellung als die übrigen fliegenden Insekten nehmen in bezug auf die Mechanik des Fluges die Schmetterlinge ein. Bei ihnen erreicht das Verhältnis der Flügelfläche zum Körpergewicht den größten bei den Flugtieren überhaupt vorkommenden Wert. Nach Müllenhoff (58) hat *Pieris brassicae* bei 818 mg Gewicht 9,78 qcm Flügelfläche, woraus sich das Verhältnis der 3. und 2. Wurzel zu 7,21 ergibt. Man sollte erwarten, daß bei dieser Größe der Flügelflächen die Schmetterlinge im höchsten Grade zum Segelfluge befähigt sein müßten, dem steht aber paradoxerweise ihr geringes Körpergewicht im Wege. Der Körper des Schmetterlings ist so leicht, daß er infolge der verhältnismäßig großen Luftwiderstände an der großen Flügelfläche seine Geschwindigkeit nicht bewahren kann. Indem die Geschwindigkeit nachläßt, nimmt aber die Tragfähigkeit der Flügel sehr schnell ab, und trotz seiner großen Fläche sinkt daher der Schmetterling zwischen zwei Flügelschlägen immer um ein beträchtliches Stück. Wegen der sehr großen Flächen ist der Flügelschlag dagegen wieder unverhältnismäßig stark wirksam und treibt die leichte Körperlast hoch in die Höhe. So entsteht die eigentümliche Wellenlinie des gaukelnden Fluges der Schmetterlinge. Daneben kommt in Betracht, daß unter den angegebenen Verhältnissen die vorhandenen Luftströmungen stark auf den Flug einwirken.

Eine interessante Entwicklungsreihe in bezug auf das Flugvermögen muß sich bei den verschiedenen Arten von Grashüpfern und Heuschrecken verfolgen lassen. Bei diesen ergänzt die Fähigkeit zu fliegen in sehr verschiedener Abstufung die Fähigkeit zu springen. Während die kleineren Arten unserer einheimischen Grashüpfer sich auf einfache Sprünge beschränken, breiten die größeren beim Sprunge die Flügel aus und segeln mit einem raschelnden Geräusch mehrere Meter weit durch die Luft. Diese Vereinigung von Sprung und Flug, insbesondere die Erschütterung der Flügel, bietet Vergleichspunkte mit dem Fall der fliegenden Fische dar.

Die eigentlichen Heuschrecken sind bekanntlich wahre Flieger, die mit dem Winde meilenweite Strecken in der Luft zurücklegen (12).

G. Anhang.

1. Segeln der Spinnen.

Es ist hier noch kurz einer Erscheinung zu gedenken, die nicht eigentlich ins Gebiet des Fliegens gehört, obgleich sie eine Bewegung durch die Luft ist, nämlich des Segelns der Spinnen mit Hilfe ihres Gespinstes, des sogenannten „Altweibersommers“. Nach dem allgemeinen Grundsatz, daß kleinere Körper eine verhältnismäßig größere Oberfläche haben, hat ein Spinnenfaden im Verhältnis zu seiner Masse eine so große Oberfläche, daß er in ruhender Luft nur ganz langsam zu Boden sinkt. In bewegter Luft wird daher der Faden von den Luftströmungen mitgenommen und kann, wenn er hinreichend lang ist, oder wenn viele Fäden zu einem Gespinst vereinigt sind, selbst wenn er bis zu einem gewissen Grade belastet ist, diese Last mittragen. Hiervon machen die jungen Spinnen, namentlich *Aranea aeronautica*, Gebrauch, um sich, nachdem sie an der Stelle, wo sie

ausgebrütet worden sind, eine gewisse Reife erreicht haben, im Herbst über die benachbarte Gegend zu verteilen. Sie stoßen einen Faden in die Luft aus, und sobald diese Zugkraft genug entwickelt, ziehen sie ihre Beine an und lassen sich von dem schwebenden Faden forttragen.

In mechanischer Beziehung bedürfen hierbei zwei Fragen näherer Aufklärung. Erstens: wie gelingt es den Spinnen anfänglich, den Faden zum Schweben zu bringen? John Murray (59) hat nachgewiesen, daß die Gespinste, wenn sie den Körper der Spinne verlassen, eine negativ elektrische Ladung haben. Dies steht in Analogie zu der Tatsache, daß auch der Urin des Menschen den Körper mit einer negativ elektrischen Ladung verläßt. Fechner hat die verschiedenen Versuche Murrays über diesen Gegenstand nachgeprüft und bestätigt. Murray nimmt an, daß durch diese negative Ladung der erste Faden bei herrschender positiver Elektrizität der oberen Luftschichten schon einen Zug nach oben erhalte. Ferner bemerkt er, daß die in der Luft gesponnenen Fäden sich nicht miteinander vereinigen, sich vielmehr stets voneinander absondern, was sich auf die gleichnamige elektrische Ladung zurückführen läßt. Dies mag die Ausbreitung des Gespinstes und dadurch seine Schwebefähigkeit erhöhen.

Die zweite Frage ist: Wie es kommt, daß die Gespinste selbst, nachdem sie einmal zu schweben begonnen haben, nicht alsbald wieder zur Erde sinken. In dieser Beziehung ist auf das zu verweisen, was Lilienthal (46), Lanchester (41) und andere Kenner der Luftströmungen über die Häufigkeit aufsteigender Luftwellen sagen. Es fallen eben eine Anzahl Gespinste nieder, eine andere Zahl wird aber von aufsteigenden Strömungen emporgetragen, gerade so wie von den trockenen Blättern im Herbst die allermeisten nur auf der Erde umhergeweht werden, während einzelne vom Winde über die Gipfel der höchsten Bäume hinweg emporgewirbelt werden.

Ueber die Tätigkeit der Spinnen selbst während des Fluges macht Cook (17) eingehende Angaben, bei denen er 17 einzelne Phasen unterscheidet. 1) Die Spinne sucht sich einen geeigneten freistehenden Abflugspunkt, etwa einen Zaunpfahl an einer Wiese. 2) Sie hebt das Abdomen im rechten Winkel zum Cephalothorax. 3) Sie treibt einen Büschel Fäden hervor. 4) Sie streckt die Beine und bringt sie 5) in die Windrichtung. 6) Sie lockert den Halt aller 8 Klauen und springt ab. 7) Der Rücken hängt beim Abfluge zuerst nach unten. 8) Die Spinne dreht das Abdomen nach vorn. 9) Sie fängt das Gespinst mit den Füßen und 10) klettert darauf, um 11) einen zweiten Büschel Fäden vorzutreiben. 12) Mitunter stellt sie noch einen dritten Büschel her. 13) Die Füße scheinen durch das Gespinst zusammengehalten zu sein. 14) Das Gespinst treibt hoch empor. 15) Die Spinne bereitet die Landung vor, indem sie das Gespinst einrollt. 16) Oft kommt der Flug durch zufällige Hindernisse zu Ende. 17) Es wird meist besonders warmes, gutes Wetter ausgewählt.

2. Fliegen der Pflanzensamen.

In diesem Zusammenhang wäre endlich auch der mannigfachen Vorrichtungen zu gedenken, die an Pflanzensamen vorhanden sind und deren Ausbreitung durch Schwebeflug möglich machen. Häufig sind wie bei *Leontodon* Büschel oder Flocken von feinen Fasern, die me-

chanisch in derselben Weise wirken wie die „Sommerfäden" der Spinnen.

An Ulmen- und Ahornarten finden sich blattförmige Anhänge, die die Samen fallschirm- oder segelflugartig fortführen. Besonders schön ausgebildet ist diese Einrichtung bei den Samen einer in Java einheimischen Cucurbitacee, *Zanonia macrocarpa*, Fig. 82, deren Flugfähigkeit von Müllenhoff und von Ahlborn untersucht worden ist. Die Flugfläche hat Halbmondform und bis zu 15 cm Längsausdehnung bei 5—7 cm Breite und 47 qcm Oberfläche. Das Gewicht beträgt etwa 0,16 g, und der Schwerpunkt liegt dem konvexen Rande näher, sodaß dieser beim Segeln den vorderen Rand bildet

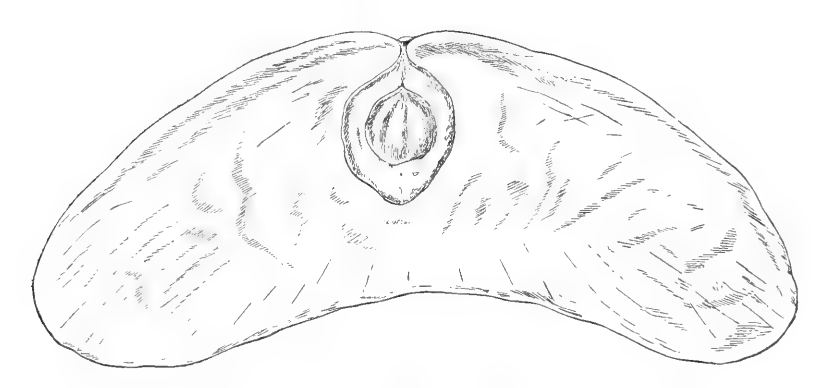


Fig. 82. Flächenansicht des Samens von *Zanonia*, nach Ahlborn.

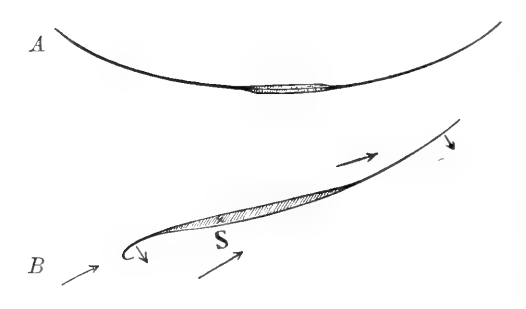


Fig. 83. *A* Querschnitt durch den Samen von *Zanonia* in der Richtung senkrecht auf die Flugrichtung. Die Fläche ist in dieser Richtung nach unten gewölbt. *B* Querschnitt in der Richtung des Fluges, also durch die Medianebene. *S* bezeichnet die Lage des Schwerpunktes nahe am vorderen Rand. Die längeren Pfeile stellen die Richtung der relativen Luftbewegung, die kurzen den Widerstand gegen den Auftrieb dar.

(Fig. 82). Der vordere Rand biegt sich dann so, daß eine untere Konkavität entsteht. Seitlich sind die Flügel nach oben gekrümmt, so daß in der Querrichtung die Flugfläche nach unten konkav erscheint (Fig. 83). Die ganze Gestalt des Samens scheint demnach genau wie die eines künstlichen Modelles für weite Segelflüge bestimmt zu sein. Ahlborn (3) betrachtet diese Samenform als Bestätigung des von ihm aufgestellten Grundsatzes, daß nur unten konvexe Flugflächen in der Luft stabil sein können. Da indessen dieser Satz nach den neueren Untersuchungen von Lanchester anfechtbar ist, und es auf Stabilität bei dem Schwebeflug eines leichten Samens nicht ankommt, dürfte diese Betrachtung zu weit gehen.

Literatur.

Bewegung in der Luft.

1. **Ahlborn,** *Zur Mechanik des Vogelfluges. Abh. des Naturwiss. Vereins in Hamburg, Bd. 14 (1896).*
2. — *Der Flug der Fische, Hamburg 1895.*
3. — *Der Schwebeflug und die Fallbewegung ebener Tafeln in der Luft. Abh. des Naturwiss. Ver. in Hamburg, Bd. 15 (1897).*
4. **Airy,** *Hovering of birds. Nature, Vol. 27 (1883), p. 244, 336, 388, 412, 590.*
5. **Barker,** *On the flight of oceanic birds. Nature, Vol. 43 (1891), p. 223.*
6. **Bateman,** *Notes on the mode of flight of the albatross. Nature, Vol. 23 (1881), p. 125.*
7. **Bergmann,** *Lufträume im Tierkörper und ihr Verhalten zur Bewegung. Müllers Arch., 1850, p. 365.*
8. — *und* **Leuckart,** *Vergleichende Anatomie und Physiologie, Stuttgart 1855.*
9. **Blix,** *Jakttagelser och reflexioner öfver foglernes flygt. Upsala Läkarefören. Forh., Bd. 20 (1884), und Ztschr. f. Biol., Bd. 21 (1885).*
10. — *Vom Segeln oder Kreisen der Vögel Skandinaviens. Arch. f. Physiol., Bd. 2 (1890).*
11. **du Bois-Reymond,** *Die fliegenden Fische im Lichte der Versuche von O. Lilienthal über Luftwiderstände. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1894.*
12. **Brehms** *Tierleben.*
13. **Bull,** *Recherches sur le vol de l'insecte. Compt. rend. de l'Acad., T. 149, p. 942.*
14. **Burmeister,** *Handbuch der Entomologie, 1832.*
15. **Claus,** *Lehrbuch der Zoologie, Leipzig 1885.*
16. **Constable,** *Soaring of hawks. Nature, Vol. 48 (1893), p. 223.*
17. **Mac Cook,** *The aeronautical flight of spiders. Acad. Nat. Sc. Philad., Vol. 3 (1878), p. 337.*
18. **Courtenay,** *The soaring of birds. Nature, Vol. 28, p. 128.*
19. **Dahl,** *Die Bewegung der fliegenden Fische durch die Luft. Zool. Jahrb., Bd. 5 (1892).*
20. — *Zur Frage der Bewegung fliegender Fische. Zool. Anz., 1892, No. 386.*
21. **Darmstaedters** *Handbuch zur Geschichte der Naturwissenschaften und Technik, 1670, p. 138, und 1709, p. 164.*
22. **Darwin,** *A naturalist's voyage round the world, London 1879.*
23. **Exner,** *Ueber das Schweben der Raubvögel Pflügers Arch., Bd. 114, p. 109.*
24. — *Noch einmal das Schweben der Raubvögel. Ebenda, Bd. 117 (1907), p. 564.*
25. **Froude,** *On soaring flight. Nature, Vol. 29 (1889), p. 230.*
26. **Gädke,** *Die Vogelwarte Helgoland, 1891.*
27. **Gadow,** *in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs.*
28. **Gildemeister,** *Pflügers Archiv, Bd. 135, p. 366.*
29. — *Notizen zum Problem des Vogelfluges. Ebenda, Bd. 135, p. 385.*
30. **Graber,** *Die Insekten, München 1877.*
31. **Griffini,** *Observation sur le vol des Dytiscides. Archives ital. de Biol., T. 25, p. 326.*
32. **Guthrie,** *Soaring flight. Nature, Vol. 8, p. 86.*
33. **Harting,** *Observations sur l'étendue relative des ailes etc. Arch. néerlandaises, 1869.*
34. **Heck, Matschie, v. Martens, Dürigen, Staby, Krieghoff,** *Das Tierreich, Neudamm 1894.*
35. **Helmholtz,** *Ueber Bewegungswiderstand elastischer Flüssigkeiten. Monatsber. der Berl. Akad., 1873, p. 508.*
36. **Herschel,** *Soaring of birds. Nature, Vol. 8, p. 324.*
37. **Hesse** *und* **Doflein,** *Tierbau und Tierleben, Bd. 1 (1910).*
38. **Kamenew,** *Die beim Ruderflug vom Vogel geleistete Arbeit. Verh. d. Kais. russ. Techn. Gesellsch., Bd. 33 (1899), p. 109 (in russischer Sprache), zit. nach Fortschritte der Physik, 1899.*
39. **Krarup-Hansen,** *Beiträge zu einer Theorie des Fluges der Vögel, der Insekten und der Fledermäuse, Kopenhagen 1869.*
40. **Lancaster,** *Soaring of birds. Amer. Naturalist, Vol. 19 (1885), p. 1055.*
41. **Lanchester,** *Aerial flight, London 1908.*
42. **Langley,** *On the internal work of the wind. Amer. Journ. of Sc., Vol. 4 (1894), p. 41.*
43. — *The greatest flying creature. Annual Rep. Smithsonian Institution, 1901, p. 654.*
44. **Larden,** *On the flight of birds. Nature, Vol. 23, p. 10.*
45. **v. Lendenfeld,** *Untersuchungen über den Flugmechanismus bei den Libellen. Sitz.-ber. d. Wien. Akad., 1881—1883.*
46. **Lilienthal,** *Der Vogelflug als Grundlage der Fliegekunst, Berlin 1889.*
47. **Lucanus,** *Die Höhe des Vogelzuges. Ornithol. Monatsber., Bd. 11 (1903), H. 7 u. 8.*

48. **Macalister,** *Myology of the Cheiroptera, London 1872.*
49 **Marey,** *Le vol des oiseaux, Paris 1890.*
50. — *Le vol des insectes étudié par la chromophotographie. Compt. rend. de l'Acad., T. 113 (1891).*
51. — *Analyse des mouvements du vol des oiseaux par la photographie. Compt. rend. de l'Acad., T. 96 (1883). — Mouvements de l'aile de l'oiseau représentés suivant les trois dimensions de l'espace. Ebenda, T. 104 (1887).*
52. — *Du travail mécanique dépensé par le goeland dans le vol horizontal. Compt. rend. de l'Acad., T. 105 (1887). — De la mesure des forces qui agissent dans le vol de l'oiseau. Ebenda.*
53. — *Nachruf und Verzeichnis seiner Arbeiten, worunter 34 besonders den Flug betreffende zusammengestellt. Arch. ital. de Biol., T. 41 (1904), p. 491.*
54. **Mascha,** *Ueber die Schwungfedern. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 77 (1904).*
55. **Milla,** *Wie fliegt der Vogel, Leipzig 1908.*
56. **Möbius,** *Das Fliegen der Fische. Zool. Jahrb., Bd. 5 (1892). — Die Bewegung der fliegenden Fische durch die Luft. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 30 (1878).*
57. **Mouillard,** *L'empire de l'air. Essai d'ornithologie appliqué à l'aviation, Paris 1881.*
58. **Müllenhoff,** *Die Größe der Flugflächen. Pflügers Arch., Bd. 35 (1885), p. 407.*
59. **Murray,** *Experimental researches in natural history, London 1826. (Zit. nach E. du Bois-Reymond.) — Untersuchungen über tierische Elektrizität, Bd. 1 (1848), p. 23.*
60. **Noquès** et **Richet,** *Vol du pigeon à ailes rognées. Travaux de l'Inst. de Marey, T. 2, p. 217.*
61. **Oliver,** *Soaring of birds. Science, Vol. 13 (1889), p. 15.*
62. **Olshausen,** *Kritik der Exnerschen Theorie des Zitter- oder Schwirrfluges. Pflügers Arch., Bd. 123, p. 433.*
63. **Owen,** *Comp. Anat. and Physiology of Vertebrates, London 1866.*
64. **Parseval,** *Ueber das Segelproblem. Ztschr. f. Luftschiffahrt, Bd. 15 (1896), p. 269.*
65. **Peal,** *Sailing flight of large birds over land. Nature, Vol. 23, p. 10.*
66. **Peckham,** *Wasps, social and solitary, Westmünster 1905, p. 229.*
67. **Pettigrew,** *Animal locomotion, Edinburg 1873. Deutsch: Die Ortsbewegung der Tiere, Leipzig 1875.*
68. **Plateau,** *Sur la force des insectes. Bull. Acad. Belge, T. 22 (1866), p. 283.*
69. **Prantl,** *Mitteilungen aus der Göttinger Versuchsanstalt. Ztschr. f. Flugtechnik, 1910, Heft 8, 11, 13, 15, s. Fig. 25.*
70. **Prechtl,** *Untersuchungen über den Flug der Vögel, Wien 1846.*
71. **Rayleigh,** *The soaring of birds. Nature, Vol. 27 (1883).*
72. **Richet,** *Le travail de l'oiseau pendant le vol. Rev. scientif., T. 48 (1891), p. 684.*
73. **Samuelsohn,** *Zum Vogelflug. Ztschr. f. Luftschiffahrt, Bd. 15 (1896), p. 218.*
74. **Sanderson,** *Thirteen years among the wild beasts of India, London 1878.*
75. **Schneider,** *Bemerkungen zu Exners Aufsatz über das Schweben der Raubvögel. Pflügers Arch., Bd. 116, p. 283.*
76. **Seitz,** *Das Fliegen der Fische. Zool. Jahrb., Bd. 5 (1892).*
77. **Semon,** *Im australischen Busch. Leipzig 1896, p. 192.*
78. **Siedlecki,** *Zur Kenntnis des javanischen Flugfrosches. Biol. Ctbl., Bd. 29 (1909), p. 714.*
79. **Spears,** *On the flight of oceanic birds. Nature, Vol. 43 (1891), p. 223.*
80. **Stenbeck,** *Einige Worte über die Theorie des Herrn Prof. Dr. Blix vom Segeln oder Kreisen der Vögel, Stockholm 1891.*
81. **Strasser,** *Der Flug der Vögel, Jena 1885.*
82. **Thienemann,** *Untersuchungen über die Schnelligkeit des Vogelfluges. Jahresber. d. Vogelwarte Rossitten, Bd. 6 (1907), p. 545, und Bd. 9 (1908), p. 644; Journ. f. Ornithol., 1910.*
83. **Thouveny,** *Le vol ramé et les formes d'ailes. Compt. rend., T. 148, p. 1661.*
84. **Wallace,** *The Malay Archipelago, London 1869.*
85. **Wiener,** *Vogelflug, Luftfahrt und Zukunft usw., Leipzig 1911.*

Die Erzeugung von Geräuschen und Tönen.

Von **O. Weiss** (Königsberg).

Im folgenden sind diejenigen Töne und Geräusche beschrieben worden, welche von Tieren zu einem bestimmten Zwecke erzeugt werden. Zufällig mit Schallbildung verbundene Lebenserscheinungen sind nicht berücksichtigt worden. Eine Erzeugung von Lauten in dem genannten Sinne finden wir nur bei den Arthropoden und Vertebraten. — Es ist im folgenden kein Wert darauf gelegt worden, eine Beschreibung des produzierten Schalles zu geben, vielmehr ist die Aufgabe so gefaßt worden, die Entstehung der Töne und Geräusche und ihre akustische Natur abzuhandeln. Dabei ist von einem detaillierten Eingehen auf die Methodik abgesehen worden. Das konnte mit Recht geschehen, da wir aus der Feder Poirots im Handbuch der Physiologischen Methodik aus dem Jahre 1911 eine sorgfältige Zusammenstellung dieser Methoden besitzen.

Auch die Art wie die Sprachlaute von den Tieren verwendet werden, die Sprache des Menschen und der Tiere, ist nicht näher behandelt worden. Das ist aus dem Grunde geschehen, weil es sich hier um ein ungeheures Gebiet handelt, das als ein Zweig der Lehre von dem Ausdruck psychischen Geschehens mehr ein Kapitel der Psychologie als der Physiologie ist. Wenn daher auch die folgende Darstellung den Anspruch auf Vollständigkeit nicht erheben kann, so glaube ich doch das Wesentlichste, das an dieser Stelle behandelt werden sollte, wiedergegeben zu haben.

I. Die Produktion von Geräuschen und Tönen bei Arthropoden[1]).

A. Klopfende, zischende, knipsende und knallende Geräusche.

1. Das tickende Geräusch der Totenuhr.

Am bekanntesten von allen Geräuschen, die durch Käfer erzeugt werden, ist das Ticken der Anobiumarten, Dale (33), Edmonds (44), Westwood (169). Wohl jeder hat Gelegenheit gehabt, es in der

---

1) Die Zahl der Beobachtungen ist so ungeheuer, daß es nicht möglich ist, alle wiederzugeben. Zahlreiche Hinweise enthält das Literaturverzeichnis.

Stille der Nacht zu beobachten. Das Geräusch gleicht dem Ticken einer Taschenuhr; im Volksmunde nennt man den Käfer, der es erzeugt, Totenuhr, weil der Aberglaube darin die Vorbedeutung für einen bevorstehenden Todesfall erblickt.

Eine gute Beschreibung, wie das Geräusch zustande kommt, gibt H. Landois (97). Er hatte in einer Holzdose mehrere Käfer, über deren Klopfen er folgendes sagt: „Sie setzen ihre sechs Beine an einer Stelle fest auf; dabei machen sie mit dem Körper, in der Richtung nach vorn und hinten, hin- und herschlagende, hämmernde Bewegungen. Durch das Aufschlagen des Körpers auf die harte Unterlage entsteht das eigentümliche Ticken. Schwierig ist es zu entscheiden, ob der einzelne tickende Ton durch das Anprallen des Kopfes oder des Hinterleibsendes gegen die Unterlage zustande kommt. Bei genauer Beobachtung überzeugt man sich jedoch bald, daß jedesmal, wenn die Oberkiefer des kapuzenartig eingezogenen Kopfes das Brett berühren, das tickende Geräusch entsteht.“ Die gewöhnliche Zahl der deutlichen Schläge ist 7, 9 oder 11.

Diese Beobachtungen machten bereits Swammerdam und Latreille (99), Shaw (150) und Duméril (41). Latreille (99) sah zuerst, daß auf das Ticken eines Tieres ein zweites antwortete, und Doubleday (40) teilte Darwin (34) mit, „daß er zwei oder dreimal gesehen hat, wie ein Weibchen klopfte und im Verlaufe von einer oder zwei Stunden fand er es mit einem Männchen vereint und bei einer Gelegenheit sogar von mehreren Männchen umgeben“. Das Ticken scheint demnach zur Anlockung des anderen Geschlechtes zu dienen. Die Arten, bei denen es bisher beobachtet ist, sind nach Landois: *Anobium pertinax*, *tesselatum*. *pulsator*, *striatum*, *carpini* und *rufipes*.

Ein ähnliches Geräusch beobachtete Bach bei *Bostrychus hispinus*, dem Borkenkäfer. Ueber die Art, wie es von diesem Tiere erzeugt wird, gibt es keine Beobachtungen.

2. Das klopfende Geräusch der Bücherlaus.

Bei *Troctes pulsatorius*, der Bücherlaus, beobachtete G. Haller (66) einen klopfenden Ton, wenn er die Tiere störte und auch zur Paarungszeit. Das Geräusch entsteht dadurch, daß das Tier seinen Kopf auf die Unterlage fallen läßt. Demgemäß ist es um so lauter, je besser die Unterlage resoniert. Haller nimmt an, daß der Klopfton ein Lock- oder ein Warnungszeichen sei.

3. Das zischende Geräusch der Termiten.

Wenn ein Termitenhaufen gestört wird, so fliehen die Arbeiter in das Innere des Haufens, die Soldaten hingegen verlassen den Bau und machen mit den Kiefern Beißbewegungen. Dabei hört man ein zischendes Geräusch, welches durch das Aufschlagen der Kiefer erzeugt werden soll (Bates, Smeathman). Aehnliche Geräusche erzeugen auch die Arbeiter, wie Lespé (102) berichtet: „Mitten in einer Beschäftigung oder auch müßig schlendernd heben sie sich plötzlich auf den Beinen hoch empor und schlagen ein Dutzend mal, auch öfter, schnell hintereinander mit der Hinterleibsspitze auf den Boden.“ Auch die Soldaten sind von ihm eingehender beobachtet. „Sind sie gereizt, so nehmen sie eine äußerst possierliche Haltung an: ihr Kopf liegt auf dem Boden mit weit geöffneten Zangen,

nach hinten hebt sich der Leib hoch, jeden Augenblick stürzen sie vor, den Feind zu fassen, haben sie dies aber mehrfach vergeblich getan, so schlagen sie mit dem Kopfe 4 - 5mal auf die Unterlage und bringen dadurch einen scharfen Ton hervor, der früher als „zischend“ bezeichnet wurde. Die Lautäußerung der Termiten scheint daher einzig und allein auf ein Anschnellen des Kopfes der Soldaten oder ihres Hinterleibes, wie es bei den Arbeitern der Fall ist, gegen eine feste Unterlage beschränkt zu sein.“ Ein menschliches Ohr soll das Aufschlagegeräusch der Kiefer bis auf 2 m Entfernung hören können. Außer diesen Geräuschen sollen die Soldaten der Termiten nach Kirby und Spence (82) die Arbeiter durch ein Geräusch zur Arbeit antreiben und diese sollen den Soldaten durch ein pfeifendes Geräusch antworten.

4. Das knipsende Geräusch der Schnellkäfer.

Die bekannten Käfer der Art *Elater*, deren es in Deutschland eine ganze Reihe von Arten gibt, vermögen sich durch eine Bewegung des Prothorax aus der Rückenlage in die Bauchlage zurückzubringen. Die Elateriden haben die Eigentümlichkeit vieler Insekten, sich bewegungslos zu machen, wenn sie berührt werden. Dabei fallen sie zu Boden und entsprechend der Lage ihres Körperschwerpunktes meist auf den Rücken. Die Käfer biegen dann den Prothorax nach rückwärts und krümmen danach plötzlich den Körper nach der Bauchseite. Hierdurch überschlägt sich der Käfer über den Kopf, wobei er einige Zentimeter in die Höhe schnellt. Er fällt dann meistens in die Bauchlage zur Erde zurück. Diese schnellende Bewegung ist von einem knipsenden Tone begleitet, der den Käfern im Volksmunde den Namen Knipser oder Knicker eingebracht hat. Das Geräusch wird dadurch erzeugt, daß ein dornartiger Fortsatz des Prosternums in eine entsprechende Vertiefung des Mesosternums eingedrückt wird (van der Hoeven, 74).

Landois schreibt darüber: „Die Grube der Mittelbrust hat eine länglich-ovale Oeffnung; ihr Rand ist schmal und nach vorn herzförmig eingekerbt und hat in der Mitte eine seichte Rinne. Der Dorn der Vorderbrust ist ziemlich lang und auf der Oberfläche, wie auch an der Spitze ziemlich stark behaart, weswegen der knipsende Ton nicht dadurch hervorgebracht werden kann, daß etwa die Spitze des Dornes auf den Grund der Höhle stieße.

Bei größeren Elatern sieht man auf der Unterseite des Dornes in einiger Entfernung von der Spitze desselben schon mit freien Augen einen erhabenen glatten Wulst. Dieser wird beim Emporschnellen des Käfers über den erhabenen Vorderrand der Grube gezwängt. Hat der Wulst den Rand passiert, so knipst es, ganz in ähnlicher Weise wie wenn der federnde wulstige Kopf eines kleinen eisernen Schlößchens — etwa an einem Portemonnaie — hinter dem unterliegenden eisernen Bügel sich knipsend festklemmt“.

Die oben beschriebene schnellende Bewegung macht der Käfer, auch wenn man ihn zwischen den Fingern festhält. Auch hierbei hört man das knipsende Geräusch. Seine Bedeutung ist nicht klar. Prochnow (127) nimmt an, daß es als Schreckton dienen könne.

5. Das Knallen der Bombardierkäfer.

Die Käfer der Art *Brachinus*, die vorwiegend in den Tropen, seltener in unserer Heimat vorkommen, spritzen ein Sekret von sich,

das einen leichten Knall erzeugt. Bach (10) sagt darüber: „Schon seit langem kennt man das eigentümliche Schutzmittel dieses Käfers. Ein Schwede, namens Rolander, machte die erste Mitteilung davon, und zwar im Jahre 1750. Es besteht in einer ätzenden Flüssigkeit, die so flüchtiger Natur ist, daß sie sich in Berührung mit der Luft unter einem Knall in einen bläulichen oder weißlichen Dunst verwandelt. Je mehr der Käfer von seiner Waffe Gebrauch macht, desto geringer wird die Menge des ausgespritzten Saftes und desto schwächer ist natürlich auch der Knall. Die Flüssigkeit wird von einem paarigen, in den letzten Hinterleibsringen gelegenen Drüsenapparat ausgeschieden und sammelt sich in einem zusammenziehbaren, ebenfalls paarigen Behälter von rundlicher oder länglicher Form an, der sich mittels eines verengten Halses jederseits oberhalb des Afters nach außen öffnet. Die Flüssigkeit enthält außer Stickstoffoxyd und salpetriger Säure noch zwei kristallisierbare und eine fette Substanz. Auf die Hand wirkt der ausgespritzte Dunst, der im Dunkeln phosphoresziert, brennend und schwärzend, und zwar bei den größeren Arten der Gattung aus den Tropenländern in solchem Grade brennend, daß man eine einigermaßen beträchtliche Zahl nicht ohne Handschuhe einfangen kann." Nach demselben Autor ist die Wirkung des Sekretes bei tropischen Arten noch intensiver. Es soll hier eine Gelbfärbung der Haut durch dasselbe hervorgerufen werden, die einige Tage bestehen bleibt. Vielleicht ist das explodierende Gas freiwerdendes Stickoxyd. Dafür spricht seine Wirkung auf die Haut, die sehr wohl eine Xanthoproteinsäurereaktion sein könnte. Ob das knallende Geräusch eine Bedeutung hat, ist nicht aufgeklärt.

B. Geräusche, die beim Fluge entstehen.

Es ist zu erwarten, daß jedesmal ein Geräusch entsteht, wenn Flügel die Luft durchschneiden. Man hat in der Tat Gelegenheit, sich davon zu überzeugen, wenn Scharen fliegender Tiere, z. B. von Vögeln sich nähern, bei einzelnen fliegenden Tieren ist es in der Regel zu schwach, um wahrgenommen zu werden. Im allgemeinen ist der Flug um so geräuschloser, je geschickter der Flieger ist. Jeder Jäger weiß, daß man nur ein leises Sausen hört, wenn eine Eule so nahe am Kopfe vorbeifliegt, daß man die Luftbewegung ihres Flügelschlages fühlt. Andererseits erzeugen manche Vögel laute flatternde Geräusche durch den Flügelschlag; ich erinnere an das brausende Geräusch, das z. B. eine Schar Rebhühner beim Auffliegen erzeugt. In diesem Falle liegt vielleicht eine Zweckmäßigkeit in der Erzeugung eines Fluggeräusches, das den Unerfahrenen erschreckt.

1. Flugtöne bei Insekten.

Wenn die Zahl der Flügelschläge und somit die Zahl der erzeugten Luftverdichtungen so groß wird, daß das Ohr sie als Ton wahrnehmen kann, so hören wir einen Ton, den sogenannten Flugton. Die Tiere, von denen wir einen derartigen Flugton kennen, gehören ausschließlich den Arthropoden an. Solche Insekten sind aus der täglichen Erfahrung jedermann bekannt.

Marey (106, 107) hat zuerst die Schwingungszahlen solcher Flugtöne bestimmt. Er benutzte entweder den Flügel selbst oder eine leichte

Armatur desselben, um die Bewegungen des Flügels auf dem berußten Zylinder eines Kymographions aufzuzeichnen. Aus der Geschwindigkeit des Registrierzylinders und der Zahl der Flügelschwingungen ergibt sich die Schwingungszahl des Flugtones.

Landois bediente sich einer subjektiven Methode zur Bestimmung der Höhe des Flugtones, indem er nach dem Gehör durch Vergleichung mit Tönen von bekannter Höhe die Schwingungszahl des Flugtones bestimmte.

Marey gibt eine eingehende Kritik beider Methoden. Er hält die akustische Methode zu einer exakten Bestimmung der Schwingungsfrequenz der Flügel nicht für geeignet, einmal weil eine genaue Bestimmung der Tonhöhe voraussetzt, daß die Tonquelle in konstantem Abstande vom Beobachter sich befindet, was bei fliegenden Insekten nicht der Fall ist, ferner weil es möglich ist, daß jeder von beiden Flügeln einen Einfluß auf die Tonhöhe hat, endlich weil der schwingende Insektenflügel frequentere Luftschwingungen erzeugen kann, als der Dauer der Schwingung entspricht, die er in toto ausführt.

An diesen Ausführungen Mareys übt Prochnow (127) eine scharfe, aber unberechtigte Kritik, die soweit geht, dem hervorragenden Forscher „Unkenntnis physikalischer Tatsachen“ vorzuwerfen. Marey gibt an, daß ein Stimmgabelton, wenn die Gabel schnell am Ohr vorbeigeführt wird, um einen Viertelton oder um einen halben Ton sich ändern könne. Wenn man das auf ein fliegendes Insekt überträgt, so würde einer Tonänderung um ein Komma eine Geschwindigkeit des Insektes von 4 m/Sek., um einen halben Ton von 10 m/Sek. entsprechen. „Un quart de ton et même un demi-ton“ als Viertel oder Hälfte der Schwingungszahl des Flugtones zu deuten, wie es Prochnow tut, liegt kein Grund vor. Ferner ist a priori möglich, daß bei gleicher Frequenz die beiden Flügel eines Flügelpaares sich in verschiedenen Schwingungsphasen befinden und dadurch die Tonhöhe beeinflußt wird. Die Annahme Prochnows, daß dadurch die Tonhöhe sich nicht ändern könne, würde zwar für den Fall zutreffen, daß die Flügel Sinusschwingungen gleicher Frequenz ausführen, bei anderer Schwingungsform jedoch nicht notwendigerweise. Um Sicherheit zu gewinnen, ob Mareys Vermutung zutrifft, müßte man den zeitlichen Ablauf der Schwingungen aller Flügel genau kennen. Solange diese Kenntnis fehlt, muß die Frage offen bleiben.

Von Interesse hierfür ist der Vergleich der graphischen und akustischen Resultate für den Flugton der Honigbiene. Marey findet 190 Flügelschläge in der Sekunde, Landois einen Flugton von 330—440 Schwingungen; also in der Tat Werte, die um die Oktave des nach Mareys Beobachtung zu erwartenden Flugtones liegen. Vermutlich ist Marey durch derartige Beobachtungen zu seiner Bemerkung gekommen.

In vielen Fällen gibt die akustische und die graphische Methode gut miteinander übereinstimmende Resultate, wie die folgende Tabelle zeigt:

(Siehe Tabelle p. 254.)

Wie aus der Tabelle hervorgeht und wie von vornherein zu erwarten war, hat der Flugton keine konstante Höhe für alle Tiere der gleichen Art. Seine Höhe wechselt bei verschiedenen Tieren einer Art mit der Tiergröße. Bei demselben Tiere hat der Ermüdungs-

Tierart	Zahl der Flügelschläge graphisch Marey	Tierart	Schwingungszahl des Flugtones Landois
Stubenfliege (mouche)	330	*Musca domestica*	330—352 (f'—e')
Hummel (bourdon)	246	*Bombus muscorum.* Sehr kleines Exemplar	220 (a) (g')
Biene (abeille)	190	Honigbiene, frisches Tier „ ermüdet	440 (a') 330 (e')
Wespe (guêpe)	110	—	—
Macroglosse du caille-lait (Labschwärmer)	72	—	—
Libelle	28	—	—
—	—	Schmeißfliege, *Musca vomitoria*	330—352 (e'—fis')
—	—	Mittagsfliege, *Mesembrina meridiana*	352 (f')
—	—	*Syrphus ribesii*, Schwebefliege	396 (g')
—	—	*Eristalis tenax*, Schlammfliege	352 (fis')
—	—	*Haematopota pluvialis*, Regenbreme	247,5 (h)
—	—	*Rhyngia rostrata*, Schnabelfliege	176 (f)
—	—	*Culex annulatus*, geringelte Stechmücke	594 (d'')
—	—	*Culex pipiens*, gemeine Stechmücke	594 (d'')
—	—	*Bombus terrestris*, Erdhummel	440 (es'—a')
—	—	*Ammophila sabulosa*, Wegwespe	264 (c')
—	—	*Anthidium manicatum*, Blütenbiene	396—440 (g'—a')

zustand einen Einfluß auf die Tonhöhe, die mit zunehmender Ermüdung sinkt. Marey hat das auch bei seinen Registrierungen beobachtet.

Ueber den akustischen Charakter des Flugtones, d. h. über den Verlauf seiner Schwingung haben wir keine Kenntnis; denn es fehlt bisher an Registrierungsversuchen über diesen Schall. Daß es sich bei den meisten Summtönen der Insekten um periodische Vorgänge handelt, darauf weist der Eindruck hin, den sie auf das Ohr machen; bei einigen Insekten hört man aber Flugtöne, die Geräuschcharakter haben. So berichtet Darwin (34): „Die *Angeronia feronia* bringt ein Geräusch hervor wie das eines Zahnrades, welches unter einem federnden Sperrhaken läuft und welches in einer Entfernung von mehreren Yards gehört werden kann.“ „Mr. Doubleday hat einen eigentümlichen häutigen Sack an der Basis der Vorderflügel entdeckt, der wahrscheinlich zur Hervorbringung des Lautes in Beziehung steht.“

Etwas Aehnliches hört man beim Fluge der Männchen einer indischen *Argiva*. Bei diesen Tieren legt sich die Haut der Hinterflügel beim Fliegen in Falten, deren Bewegungen nach PREHN ein knatterndes Geräusch erzeugt. In analoger Weise entsteht wahrscheinlich das Fluggeräusch von *Psophus stridulus*, das einen knarrenden Charakter trägt. PROCHNOW (126) nimmt an, daß es durch Ein- und Ausstülpen der Flügelfalten beim Fliegen entstehe.

C. Die „Stimme“ der Insekten.

Zahlreiche Insekten, die beim Fliegen einen Ton hören lassen, sind imstande, auch nach Wegnahme der Flügel oder bei festgehaltenen Flügeln einen Ton zu erzeugen. LANDOIS (97) hat diesen Ton als „Stimme“ der Insekten bezeichnet. Dieser sogenannte Stimmton ist stets höher als der Flugton, wie die folgende Tabelle zeigt:

Tierart	Flugton		Stimmton	
	Schwingungszahl	Note	Schwingungszahl	Note
Musca vomitoria	330—352	(f′—e′)	460,8—600	(b′—dis″)
Mesembrina meridiana	352	f′	480 —512	(h′—c″)
Musca domestica	330—352	(f′—e′)	460,8—512	(b′—c′)
Syrphus ribesii	396	(g′)	600 —682,66	(dis″—f″)
Eristalis tenax	355,5	(fis′)	711,11	(fis″)
Haematopota pluvialis	247,5	(h)	512	(c″)
Rhyngia rostrata	176	(f)	480—512	(h′—c″)
Culex annulatus ♂	594	(d″)	711,11	(fis″)
„ „ ♀	594	(d″)	409,6—460,8	(a″—b′)
„ *pipiens* ♂	594	(d″)	768	(g″)
„ „ ♀				
Bombus terrestris	594	(d″)	512	(c″)
„ *muscorum* ♀ großes				
Exemplar	440	(es′—a′)	800—819,2	(gis″—as″)
Bombus muscorum ♂ kleines		(a)	480	(h′)
Exemplar	220	(g′)	853,33	(a″)
Ammophila sabulosa	264	(c′)	533,33	(cis″)
Anthidium manicatum	396—440	(g′—a′)	1066,66—1365,33	(cis‴—f‴)

Ueber die Ursache des Stimmtones der Insekten sind die Meinungen der Autoren geteilt. Nach der Meinung von LANDOIS (97), die sich im wesentlichen mit den Anschauungen BURMEISTERS (21) deckt, ist der Stimmton die Folge der Schwingungen von Blättchen, die sich in den Stigmenöffnungen befinden. Die hauptsächlichsten Argumente geben die folgenden Sätze BURMEISTERS an: „Hält man irgendeine Fliege, z. B. die gemeine *Eristalis tenax* MEIG., an den Beinen fest, während die Flügel frei bleiben, so versucht sie vermittels heftiger Flügelbewegungen sich zu befreien und läßt dabei einen lauten, hellen, summenden Ton hören. Schneidet man die Hälfte der Flügel ab, so dauern die Schwingungen fort, und der Ton wird etwas höher; schneidet man die Flügel ganz ab, so sieht man die Wurzelreste ebenfalls fortschwingen und hört den Ton noch um ein geringes höher, aber zugleich auch schwächer als vorher. Hiernach hat also die Anwesenheit des Flügels keinen Einfluß auf die Hervorbringung des Tones, sondern sie kann höchstens eine geringe Veränderung im Tone hervorbringen. Es sind aber außer den Flügeln noch andere

Organe am Brustkasten, die Ursachen des Tones sein könnten, nämlich die Schüppchen hinter den Flügeln, die Schwingkölbchen und das Luftloch, welches zwischen Meso- und Metathorax liegt. Schneidet man die Schüppchen ab, so hat dies gar keinen Einfluß auf den Ton, er bleibt, solange die Flügel schwingen, unverändert. Schneidet man endlich die Schwingkölbchen ab, so wird auch dadurch keine Veränderung im Ton hervorgebracht, und eine aller äußeren auf den Flug sich beziehenden Organe beraubte Fliege kann, während sie mit den kurzen Flügelresten die Flugbewegungen macht, noch einen deutlichen, nur etwas schwächeren und zugleich höheren Ton hören lassen. Es bleibt also nichts anderes übrig, als das Stigma für die Ursache und das Instrument des Tones zu halten. Um mich hiervon zu überzeugen, verklebte ich beide Stigmen mit Gummi und reizte nun die Fliege, Schwingungen zu machen; allein sie war kaum dazu zu bringen, jedoch wenn sie es zuweilen versuchte, ließ sich kein Ton hören; erst nach einiger Zeit, wo das Stigma wieder frei geworden war vermittest heftiger Flugbewegungen, erscholl der Ton von neuem. So unterlag es keinem Zweifel mehr, daß die aus dem Stigma strömende Luft die Ursache des Tones sei, und daß mit dem Stigma ein Körper, der durch diesen Luftzug in Schwingungen gesetzt werde, in Verbindung stehen müsse. Ich schnitt daher eines der Stigmen aus, öffnete es behutsam, indem ich die Winkel der Spalte trennte, und fand auch sehr bald, was ich gesucht hatte, den schwingenden Körper, und zwar nicht bloß einen einzigen, sondern sehr viele. Es ist nämlich diejenige Lippe des Stigmas, welche nach hinten und auch etwas mehr nach innen liegt, auf der inneren Seite, die gegen den Anfang der Trachea gekehrt ist, in eine kleine flache halbmondförmige Scheibe verlängert, auf welcher Scheibe sich neun parallele, sehr zarte Hornblättchen erheben, welche mit ihrer oberen, freien, scharfen Kante etwas nach unten herabgebogen sind, so daß die vordere etwas über die folgende sich hinüberbiegt. Zugleich sind alle gegen die Trachea hin höher, gegen den Rand des Stigmas niedriger, und die mittlere ist die größte, von welcher ab sie nach beiden Seiten hin kleiner und niedriger werden. Stößt nun die aus der Luftröhre mit Gewalt herausgetriebene Luft gegen die Blättchen, so werden sie dadurch in Schwingungen gesetzt und tönen nun ganz auf dieselbe Weise, wie die schwingende Stimmritze des Kehlkopfes erschallt. Auf diese Weise findet sich also in den Stigmen eine nicht unbedeutende Analogie mit dem Kehlkopf, namentlich dem der Vögel."

Analoge Lamellen beschreibt auch Landois bei einer ganzen Reihe von fliegenden Insekten, so bei *Bombus terrestris*, *Apis mellifica* und anderen, die in der Tabelle aufgeführt worden sind.

Zur Illustration diene die folgende aus Landois entnommene Abbildung (Fig. 1, p. 257).

Das Wesentliche der Anschauung von Burmeister und Landois ist also die Annahme, daß ein kontinuierlicher Luftstrom zungenartige Gebilde in den Stigmenöffnungen anbläst. An dieser Auffassung hat zuerst Grützner (60) Kritik geübt. Ihm erscheint es unmöglich, daß so kleine und zarte Gebilde die Töne durch eigene Schwingungen oder nach Art der Zungen erzeugen können. Grützner stellt die Möglichkeit der Erwägung anheim, daß die Thoraxwände durch die Kontraktion der Flügelmuskeln in schwingende Bewegung versetzt werden und hierdurch der sogenannte Stimmton entstehe.

Daß der Stimmton durch Verklebung der Stigmen vernichtet wird, hält GRÜTZNER für keinen Beweis dafür, daß die Stigmen zu seiner Erzeugung unmittelbar nötig sind; vielmehr ist es ihm wahrscheinlich, daß die Behinderung des Atemprozesses eine weitere Funktion der tonerzeugenden Muskeln unmöglich mache.

Auch PROCHNOW (126) macht sich die Vorstellung von BURMEISTER und LANDOIS nicht zu eigen. Er führt dagegen eine Reihe von Argumenten an. Einmal erschallt der Flugton, sowie auch die

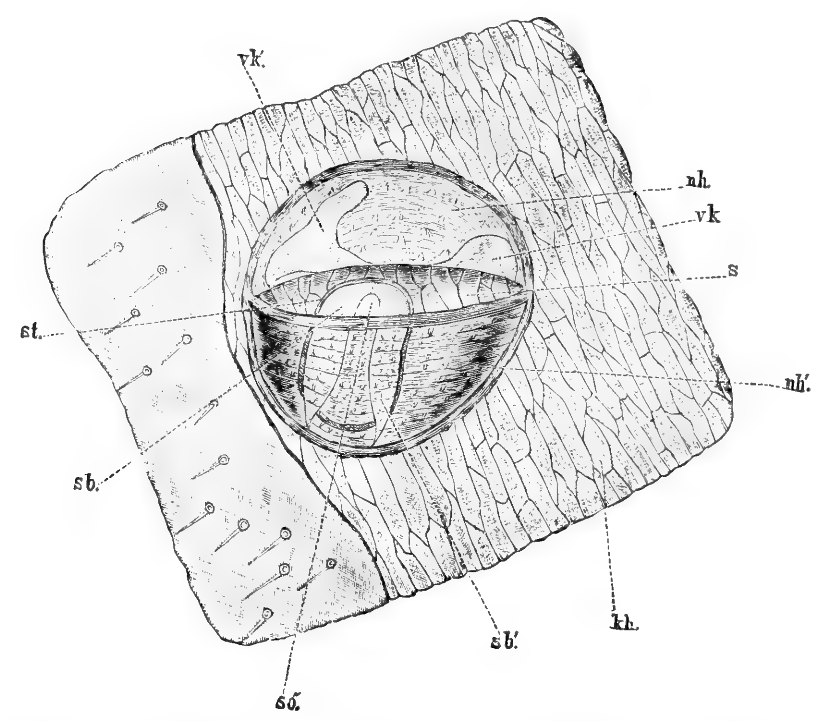


Fig. 1. Brummstigma der Erdhummel, *Bombus terrestris*, von Innen gesehen. Vergrößerung 109. *kh* Körperhaut, *st* Stigmenrand, *sö* Stigmenöffnung, *nh* obere kleinere Näpfchenhälfte mit *vk* und *vk'*, den beiden Verschlußkegeln, *S* Spalt des Näpfchens, in welchem die Trachee mündet, *sb*, *sb'* die gardinenförmigen Stimmbänder. Nach LANDOIS.

Stimme der Insekten nur dann, wenn die Flugmuskeln agieren, wie schon aus der Beschreibung BURMEISTERS hervorgeht. Wenn die Stimme des Insektes dadurch zustande käme, daß die Atemluft die beschriebenen Stigmenlippen anbläst, so sollte man erwarten, daß auch ruhende Insekten Stimmtöne erzeugen. PROCHNOW weist noch darauf hin, daß der Trompeter der Hummelnester seinen Weckton nur erschallen läßt, indem er lebhaft mit den Flügeln schlägt. Hierdurch wird er so erschöpft, daß er am Ausfliegen nicht teilnehmen kann.

Weitere Argumente PROCHNOWS sind: „Bei Tieren denen eine Stimme zukommt, vibriert nicht der ganze Körper, wenn die Stimme ertönt, wenn dagegen der hohe Ton der Dipteren und Hymenopteren erschallt, so schwingt das ganze Tier, namentlich aber der Thorax."

Dies Argument ist nicht stichhaltig; denn auch bei stimmbegabten höheren Tieren vibrieren die lufthaltigen Anhangsgebilde des Stimmorganes während der Phonation.

Ebensowenig stichhaltig sind die Argumente, daß die Stärke des Stimmtones im Verhältnis zur Körpergröße und nicht zur Größe der schwingenden Platten steht und daß die Höhe des Stimmtones im Verhältnis zur Höhe des Flugtones steht (vgl. die Tabelle, p. 255). Daß die Größe der schwingenden Platten einen Einfluß auf die Stärke des Schalles habe, kann man nicht erwarten; denn so winzige Gebilde werden nicht nennenswerte Energiemengen an die Luft abgeben. Man kann nur erwarten, daß sie wie alle Zungen als Regulatoren der Unterbrechungen eines Luftstromes dienen. Daß die Höhe des Flugtones in Beziehung steht zur Höhe des Stimmtones, kann a priori nichts für die Ursache des Stimmtones beweisen, wie aus der Schlußbetrachtung hervorgehen wird.

Daß der Stimmton seinen Ursprung durch die Kontraktion der Flügelmuskeln nimmt, macht Prochnow durch die Beobachtung wahrscheinlich, daß schwacher Fingerdruck auf die Seiten des Thorax, der die Kontraktion der Flügelmuskeln hindert, auch den Stimmton aufhebt.

Weiter weist Prochnow darauf hin, daß der Stimmton nur bei denjenigen Insekten vorkommt, bei denen der Chitinpanzer des Thorax nicht sehr dick ist und die außerdem gute Flieger sind (Dipteren und Hymenopteren; eine Ausnahme bildet der Maikäfer). Diese Tatsache war bereits Burmeister bekannt.

Prochnow kommt auf Grund der angeführten Argumente zu dem Resultat: „Außer dem durch das schnelle Aufeinanderfolgen der Flügelschläge hervorgerufenen Hauptflugton kommt bei den Insekten, deren Thoraxwandung nicht sehr stark ist, ein Nebenflugton vor“ (Stimmton), „der im Fluge oder bei Kontraktion der Muskeln der Flügel zwecks Befreiung dadurch entsteht, daß die Muskeln, die sich an dem elastischen Chitinpanzer des Thorax anheften, diesen, ähnlich wie der Muskel die Membran der Zikaden, in Schwingungen versetzen, die wegen der Elastizität des Chitins schneller erfolgen als die normalen Muskelkontraktionen und eine größere Höhe des sekundären Flugtones bedingen, als sie der Hauptflugton aufweist.“

Nach dem Gesagten ist klar, daß sich zwei Anschauungen gegenüberstehen, die eine, die von Burmeister und Landois nimmt an, daß Flugton und Stimmton zwei grundverschiedene Dinge sind. Der Flugton soll eine Folge der Flügelschwingungen, der Stimmton eine Folge der Schwingungen der häutigen Gebilde in den Stigmen sein. Die zweite Anschauung, die Grütznersche, nimmt für den Flugton dieselbe Erklärung wie die erste Anschauung, der Stimmton ist nach ihr hingegen als eine Folge der Eigenschwingungen der Thoraxwand anzusehen. Erzeugt werden diese Schwingungen der Thoraxwand durch die Kontraktion der Flügelmuskeln, die am Thorax inserieren.

Nach dem vorliegenden Beobachtungsmaterial ist es kaum möglich, eine sichere Entscheidung zwischen den beiden Auffassungen zu treffen. Da der sogenannte Stimmton unter gewöhnlichen Verhältnissen nicht vorkommt, so hat man anzunehmen, daß die abnormen Bewegungen der Muskeln, die ein Tier erzeugt, wenn sein Stimmton erklingt, die Ursache des Stimmtones sind. Wie diese Muskel-

schwingungen in Schallschwingungen umgesetzt werden, kann nicht eindeutig gesagt werden. Erstens ist es möglich, daß die Thoraxwand im Tempo der Muskelkontraktionen schwingt — dann hätte man anzunehmen, daß die Aufeinanderfolge der Muskelkontraktionen schneller als im Fluge geschieht. Zweitens könnte die Thoraxwand durch diese Muskelaktionen in Eigenschwingungen geraten. Drittens ist es möglich, daß durch derartige Muskelbewegungen Luft in der Periode der Muskelkontraktionen aus den Stigmen austritt und so wie bei der Lochsirene ein Ton entsteht. Viertens endlich ist die Möglichkeit einer zungenartigen Wirkung der Membranen des Stigmen nicht ganz von der Hand zu weisen, wenn sie auch nicht sehr wahrscheinlich ist.

Für das Entstehen des Flugtones geben uns die Beobachtungen von Landois und von Marey den Schlüssel, für den Stimmton müssen die entscheidenden Versuche noch gemacht werden.

D. Der Sington der Zikaden.

Von einem Gesange der Zikaden zu sprechen, ist nur deshalb üblich geworden, weil in der griechischen Literatur des klassischen Altertums diesen Tieren die Kunst des Gesanges zuerkannt wird. Der Gesang der Zikade, dessen nur das Männchen fähig ist, erinnert an das Zirpen der Grille; er erfolgt in Absätzen. Die Tonhöhe des Zikadentones ist bei den verschiedenen Arten verschieden. Die Bergzikade (*Cicada montana* Scop.), die in Süddeutschland vorkommt, gibt einen Ton von der Höhe des e'' = 660 Schwingungen in schneller Aufeinanderfolge zehn- bis zwölfmal von sich, dann folgt eine kurze Unterbrechung, und das monotone Spiel beginnt von neuem. Vereinigen sich zahlreiche Individuen zu einem gemeinsamen Konzert, so fallen die Unterbrechungen des Tones und die Pausen zwischen den Tonreihen weg; das Ganze klingt dann wie ein kontinuierlicher Ton.

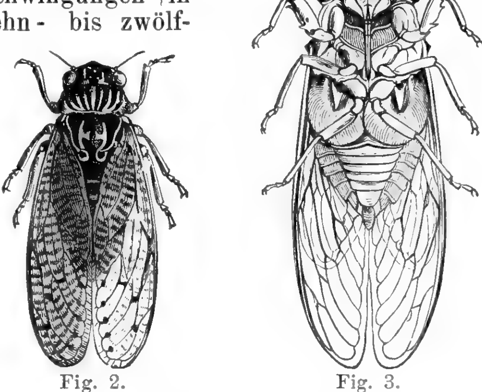


Fig. 2. Mannazikade, *Cicada orni.* Nach Landois.

Fig. 3. Singzikade, *Cicada plebija* von unten. Nach Landois.

Für das Ohr wesentlich unangenehmer ist der Gesang einer amerikanischen Art, der *Cicada septemdecim.* Diese trillern meistens e'' mit dis'' eine halbe Minute lang sehr schnell und ziehen dann durch die zwischen e'' und g' liegenden Töne zu letzterem herunter — so als wenn man auf einem Saiteninstrumente mit dem Finger schnell niederrutscht und dabei doch mit dem Bogen auf dieselbe Saite streicht — worauf sie entweder im g' schließen oder zu einer neuen Periode wieder zum e'' hinaufziehen und dabei auf dem Anfangston der Periode länger als auf dem Schlußton verweilen.

Landois hat diesen Gesang in Notenschrift wiedergegeben:



Für die Erzeugung dieser Töne sind verschiedene Apparate, die sich am Zikadenleibe befinden, verantwortlich gemacht worden. Bevor wir auf die Funktion dieser Apparate eingehen, ist ihre Struktur kurz zu beschreiben. Ich gebe die Beschreibung Prochnows wieder, der Paul Mayers (109) Darstellung folgt: „Der Körper der Zikaden erscheint durch ein schräg von hinten und oben nach unten und vorn ziehendes Diaphragma aus Chitin an der Grenze von Meso- und Metathorax in zwei Teile zerlegt: Kopf, Pro- und Mesothorax einerseits, Metathorax und Abdomen andererseits. Fast der ganze letztgenannte Teil ist zum Lautapparat umgebildet. Darm und Ganglienkette schmiegen sich der ventralen Abdominalwand eng an; der Genitalapparat ist in den letzten Hinterleibsringen gelegen, so daß fast das ganze Abdomen hohl und mit Luft gefüllt ist.“ Der Metathorax trägt zwei große schuppenförmige Episternite, „die als Schutz für eine dünnhäutige Stelle des ersten Abdominalringes dienen und daher bis über den zweiten Abdominalring reichen. Von dem ersten Abdominalsegment ist nur der Rückenteil verändert.“ „Die Episternite hingegen sind schräg nach innen und oben zu eingebogen und verändern den Hohlraum des Ringes nicht unbeträchtlich. Zugleich ist infolge hiervon die Verbindungshaut sowohl zum Metasternum als auch zum zweiten Abdominalringe viel größer als gewöhnlich. Beide Häute sind aber auch derartig umgestaltet, daß man sie nicht gleich für das erkennt, was sie wirklich sind.“ Die erste dieser Häute ist gelblich, ziemlich dick und in der normalen Stellung des Abdomens gefaltet; die zweite wird meist wegen ihrer optischen Beschaffenheit (sie ist sehr dünn, so daß Interferenzfarben auftreten) als Irishaut *ih* bezeichnet.“ . . . „Der Rest des ersten Ringes ist zum eigentlichen Stimmapparat geworden: jederseits wölbt sich eine dünne Haut vor, die Trommelhaut *th*, die durch einen Muskel *m* in Schwingungen versetzt wird.“

„Die Trommelhaut *th* hat etwa die Gestalt eines Abschnittes einer dünnwandigen Hohlkugel, dessen eines nach dem Abdomen zu gelegenes Drittel durch eine scharf nach innen einspringende, fast ebene Wand ersetzt wird. In der dadurch gebildeten oberen Ecke setzt innen der Chitinstab *st* an, der die Trommelhaut mit der Ansatzplatte *p* des Muskels *m* verbindet.“

Einen anderen Apparat, der zur Lautgebung dienen könnte, beschreibt Landois in den Stigmen am Metathorax, die hier eine bedeutende Größe haben. Ihre Länge beträgt 1,93 mm, die spaltförmige Oeffnung hat eine Breite von 0,34 mm. In dem steifen Chitinrande

der Stigmen sind die Stimmbänder angebracht, sie haben die Länge der Stigmen und eine Breite von 0,134 mm. LANDOIS hat diese Stigmen Schrittstigmen genannt.

Den zuerst beschriebenen Tonapparat hat RÉAUMUR (130) für die Tonerzeugung der Zikaden verantwortlich gemacht, ihm gefolgt sind LEPORI (101) und viele andere. Diese Autoren nehmen an, daß durch die Kontraktion des Muskels, der sich an die Trommelhaut ansetzt, eine Verbiegung der Trommelhaut eintritt, die sich nach Erschlaffung des Muskels wieder ausgleicht. Dieser Ausgleich erfolgt aber nicht aperiodisch, sondern die Membran vollführt eine Reihe von Eigenschwingungen, die die Ursache des Zikadentones sind. Die anhängenden Lufträume dienen der Verstärkung des Schalles durch Resonanz.

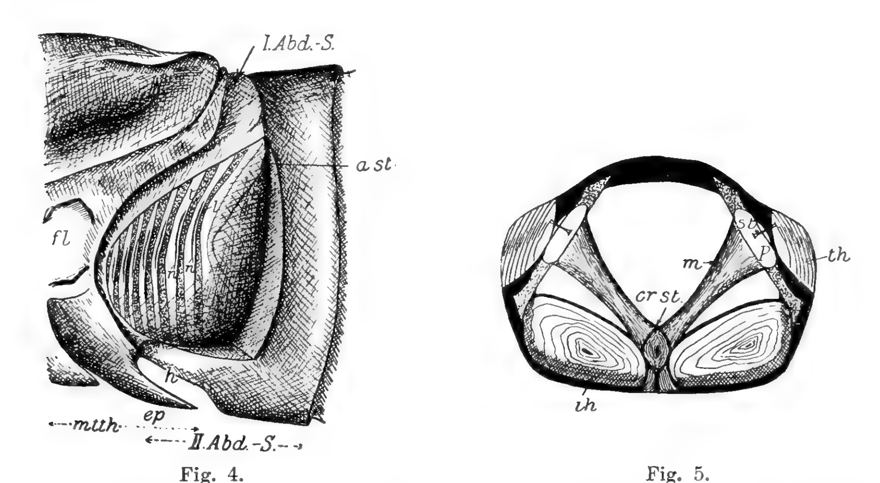


Fig. 4. Fig. 5.

Fig. 4. Trommelapparat der Zikaden, von der Seite gesehen. *mtth* Metathorax, I. (II.) Abd. S., I. (II.) Abdominalsegment, *fl* Ansatzstelle des Flügels, *ep* Episternit des Metathorax, *h* Gegend der Verbindungshaut des Metathorax mit dem 1. Abdominalsegment, *l* Leisten der Trommelhaut, *nl* Nebenleisten, *a.st* Ansatzstelle des Stielchens, das die Trommelhaut mit der Endplatte des Trommelmuskels verbindet. Vergr. 6 × lin. Nach PROCHNOW.

Fig. 5. Trommelapparat der Zikaden (Blick in den vorderen Teil des abgetrennten Abdomens; etwas schematisiert). *m* Muskel, *p* Platte = 1. Ansatzstelle des Muskels *m*, *cr.st* Crista sterni = 2. Ansatzstelle des Muskels *m*, *st* Stiel, der *p* mit *th* verbindet, *th* Trommelhaut, *ih* Irishaut = Verbindungshaut des 1. und 2. Abdominalsegmentes. Vergr. 6 × lin. Nach PROCHNOW.

Daß diese Vorstellungen — und nicht die von LANDOIS — im wesentlichen richtig sind, beweisen die folgenden Versuche von CARLET (24, 25) und P. MAYER (109): 1) Das Abschneiden sämtlicher Schuppen, sowohl der Episternite, als auch der Abdominaldeckschuppen hatte keine Schwächung des Tones zur Folge. Dagegen zeigte sich an der nun freigelegten Trommelhaut, solange das Tier sang, eine Bewegung. 2) Wurde die Trommelhaut eingeschnitten, so war keine Veränderung des Gesanges wahrzunehmen. Die Schnittränder blieben dicht zusammen und konnten mit der Lupe deutlich in Schwingungen gesehen werden. Wenn dagegen die Trommelhaut geradezu zerstört wurde, so hörte der Ton gänzlich auf, falls beide Antimere betroffen waren, aber nahm nur an Stärke ab, wenn nur die eine Haut entfernt

war. 3) Wurde das Abdomen abgeschnitten, während die Zikade sang, so erlitt der Schall eine bedeutende Schwächung. An dem nun bloßgelegten Tonmuskel ließ sich feststellen, daß 4) eine Durchschneidung desselben auf einer oder auf beiden Seiten die Abnahme, bzw. das völlige Verstummen des Tieres zur Folge hatte. 5) Eine Zikade mit geöffnetem Abdomen ließ sich durch Reizung der Tonmuskeln mittels einer Pinzette zum Singen bewegen. 6) An Spirituspräparaten läßt sich jederzeit durch Zerren am Muskel oder an der Sehne oder endlich durch Einknickung der Trommelhaut der Einzelton erzeugen und zwar genau in derselben Höhe, wie er am lebenden Tier ertönt.

Nach dem Gesagten ist die Tonerzeugung der Zikaden ein gut aufgeklärter Vorgang.

Der Singapparat der Zikaden erinnert an den sogenannten „Waldteufel", das bekannte Kinderspielzeug. Es besteht aus einem Pappzylinder, dessen eines Ende mit einer elastischen Membran überspannt ist. Die Mitte der Membran trägt einen Faden, dessen anderes Ende um einen Stab geschlungen wird, der durch Kolophonium rauh gemacht wird. Faden und Zylinder werden um den Stab als Achse in Rotation versetzt. Durch die Erschütterungen des Fadens am Stabe gerät die Membran in Eigenschwingungen. Dasselbe kann man erreichen, wenn man den Faden kolophoniert und, indem man den Zylinder festhält, mit den Fingern am Faden zupft.

Man nimmt an, daß der Gesang der männlichen Zikade die Weibchen anlocke. HARTMANN (71) konnte bei *Cicada septemdecim* und *Cicada pruinosa* beobachten, daß sich die Weibchen um ein singendes Männchen scharten. Dieser Meinung hat sich auch DARWIN angeschlossen, dem durch FRITZ MÜLLER berichtet wurde, daß die Zikadenmännchen im Lockgesange miteinander wetteifern. Wie PROCHNOW berichtet, konnten LATASTE und SIMON eine chilenische Singzikade durch Händeklatschen anlocken. Die Tiere flogen dann direkt auf den Menschen zu. Ob die angelockten Tiere Männchen oder Weibchen waren, habe ich nicht ermitteln können.

E. Stridulationstöne.

Eine sehr verbreitete Einrichtung zur Erzeugung von Tönen findet sich bei den Arthropoden in Form einer gefurchten Fläche, der Schrillader oder Schrillplatte, über welche eine Kante hingleiten kann. Bei einigen Formen findet man statt der Zähne auf der Crista stridulatoria einfache Haare bei beiden Geschlechtern, bei anderen haben sie nur die Männchen. Hierdurch entsteht ein Ton in derselben Weise wie bei der SAVARTschen Zahnradsirene oder wie wenn man über gerieftes Papier mit dem Fingernagel hinstreicht. Derartige Einrichtungen findet man sehr verbreitet in der Klasse der Coleopteren bei Carabiden, Dytisciden, Silphiden, Lamellicorniern, Melanosomaten, Curculioniden, Cerambyciden, Chrysomeliden und bei *Geotrupes*-Larven. Unter den Hymenopteren findet man sie bei den Ameisen, unter den Lepidopteren bei mehreren Raupen und Schmetterlingen. Die Hemipteren-Heteropteren zeigen sie bei Reduviiden und Notonectiden, die Orthopteren bei Acrididen, Locustiden und Achetiden.

EDES hat gefunden, daß die Temperatur die Tonhöhe des Zirpens der Insekten gesetzmäßig beeinflußt. Er bestätigt Beobachtungen von DOLBEAR an *Oecanthus niveus*, daß $T = 50^0 + 1/4\,(N-40)$ ist, wenn

T die Temperatur in Fahrenheitgraden, N die Frequenz des Zirpens ist, nur daß er für 50° 47° oder 46° gesetzt wissen will.

1. Stridulationsapparate der Coleoptera.

Zusammenstellungen finden sich bei DARWIN (34), LANDOIS (97), BURMEISTER (21), GAHAN (50), PROCHNOW (127).

a) Carabiden. Laufkäfer.

1) *Elaphrus riparius.* DARWIN (34), WESTRING (170) und LANDOIS (97) haben bei diesem Käfer an den Flügeldecken eine quergerillte Leiste gefunden. An den Hinterrändern des Seitenfeldes des vorletzten Hinterleibsringels liegt eine stark chitinisierte Leiste, die in 21 Zähnen sägeförmig ausgezackt ist. Durch Bewegung des Hinterleibes werden diese Schrilleisten gegen die Unterseite der Flügel gerieben. Nach PROCHNOW (127) findet sich ein zweiter Stridulationsapparat an der Beuge der stärksten Unterflügelrandader; doch sind die Wirkungen dieses Apparates niemals beobachtet worden. Zur Verstärkung des Schalles, den der erste Apparat erzeugt, dient nach der Mitteilung von LANDOIS eine Höhlung in der Flügeldeckenleiste, die mit Luft gefüllt ist. Wie *Elaphrus riparius* verhalten sich auch die anderen *Elaphrus*-Arten.

Ein analoges Organ findet sich auch bei *Blethisia multipunctata.*

2) *Cychrus rostratus.* Der Stridulationsapparat ist von WESTRING, LANDOIS (97), GAHAN (50) und PROCHNOW (127) untersucht. Der Außenrand der Flügeldecken bildet eine „Rinne, in die der stark chitinisierte Rand des Abdomens derart hineinpaßt, daß er sich nur in der Richtung der Längsachse des Körpers bewegen kann. In dieser Rinne befindet sich der Stridulationsapparat“. In der Rinne befinden sich Chitinspitzen, die in Reihen angeordnet sind, die von oben nach unten verlaufen. Diesen Reihen entsprechen am Hinterleibe ähnliche zum Teil in Reihen angeordnete Spitzen oder zapfenartige Gebilde. Durch die einziehenden Bewegungen des Hinterleibes werden die Decken in Schwingungen versetzt. Das Geräusch läßt sich, wenn auch schwach, auch an toten Tieren durch Bewegung des Hinterleibes erzeugen. Zwischen den Flügeldecken und dem Leibe des Käfers befindet sich ein Luftraum, der nach PROCHNOW die Rolle eines Resonators spielt.

3) Bei *Siagona*-Arten stridulieren vielfach beide Geschlechter durch Reiben der Vorderbeine auf dem Prosternum. Dieses hat eine fein geriefte Platte, jene tragen auf der Innenfläche der Schenkel eine Stridulationsplatte (ROSENHAUER, BEDEL und FRANÇOIS, 14).

4) Bei *Oxycheila* und *Blethisia* liegt eine Raspel auf den Elytren, die Stridulationsplatte auf dem Urotergit.

b) Dytisciden. Schwimmkäfer.

1) Bei *Pelobius hermanni* hat ERICHSON (46) einen Stridulationsapparat gefunden, den auch DARWIN untersucht hat. DARWIN beschreibt ihn folgendermaßen: Es „läuft eine starke Leiste parallel und nahe dem Nahtrande der Flügeldecken und wird von Rippen gekreuzt, die in dem mittleren Teile grob, aber nach den beiden Enden hin und besonders nach dem oberen Ende zu allmählich immer feiner werden. Wird dieses Insekt unter Wasser oder in der Luft festge-

halten, so wird ein stridulierendes Geräusch durch Reiben des äußersten hornigen Randes des Abdomen gegen das Reibzeug hervorgebracht". Außer diesem Apparat haben Landois (97) und Reeker (132) noch einen zweiten beschrieben; dieser besteht aus der stark gerieften Randader der Unterflügel, die an einer scharf vorspringenden Kante auf der Innenseite der Flügeldecken gerieben wird. Außer der gerieften Randader hat Prochnow (127) noch zwei geriefte Stellen beschrieben.

2) Auch *Hydrophilus piceus* striduliert nach Donisthorpe (38), Terrey und Gahan (50).

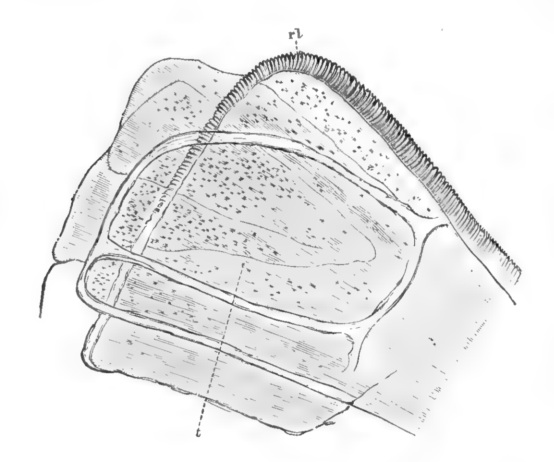


Fig. 6. Tonapparat von *Pelobius hermanni*. Die Flügelbeuge des Unterflügels. $^{30}/_{1}$. *rl* die scharfe gerillte Randader, *t* das überliegende tonverstärkende Tamburin. Nach Landois.

c) Silphiden. Totengräber.

Necrophorus vespillo erzeugt einen schnarrenden Laut, der hervorgerufen wird durch Reibung des fünften Hinterleibsringels an den Hinterrändern der beiden Flügeldecken. Die Schrilleisten sitzen zwei an der Zahl auf dem fünften Hinterleibsringel, die reibende Kante am hinteren unteren Ende der Flügeldecken.

d) Lamellicornier. Blätterhörner.

1) Bei *Oryctes gryphus, O. nasicornis, O. senegalensis* wird ein stridulierender Laut dadurch erzeugt, daß der Hinterleib vorwärts und rückwärts gezogen wird. Die gerieften Leisten befinden sich am Propygidium. Ueber die reibende Schneide habe ich keine Angaben gefunden. Man vergleiche Prochnow p. 37—38.

2) Das Geräusch von *Euchirus longimanus* beschreibt Darwin, welcher seine Mitteilungen Wallace verdankt. Dieser Käfer erzeugt bei seiner Bewegung ein zischendes Geräusch, das beim Vorstrecken und Nachziehen des Abdomens durch ein „schmales, feilendes Reibzeug" hervorgerufen wird, „welches dem Nahtrande jeder Flügeldecke entlang läuft". Wird der Käfer ergriffen, so „bringt er ein kratzendes Geräusch hervor dadurch, daß er seine Hinterbeine gegen die Kanten der Flügeldecken reibt". Eine nähere Beschreibung dieser Mechanismen, die nur rudimentär ausgebildet zu sein scheinen, existiert nicht.

3) *Omaloplia brunnea* erzeugt ein zirpendes Geräusch, wenn es die Vorderbrust aktiv oder passiv auf und ab bewegt. Der Tonapparat, den Landois zuerst beschrieben hat, liegt folgendermaßen: „An der Innenseite des Prosternum in der Gegend zwischen den Hüften der Vorderbeine findet sich ein beinahe halbkreisförmiges Plättchen (1,3 mm breit und 0,818 mm lang). In der Mitte liegt in der Längsrichtung

des Käfers eine stark chitinisierte Leiste (0,272 mm breit), welche sehr fein quergerillt ist. Am Vorderrande des Mesosternum befindet sich eine scharfe, schwach gebogene Chitinleiste von etwa 0,836 mm Länge. Wird nun die geriefte Reibleiste des Prosternum über diese scharfe Kante des Metasternum geführt, so entsteht ein Knarren."

4) *Polyphylla fullo.* Der Walker läßt ein lautes Zirpen hören, wenn man seinen Schlupfwinkel erschüttert und wenn man ihn berührt. Das war bereits KLEEMANN (85) bekannt, später ist es von RATZEBURG (128) und RUDOW (140) beschrieben worden. RATZEBURG erkannte, daß der Ton durch Auf- und Abbewegen der Flügel gegen den Hinterleib zustande kommt. LANDOIS (97) und PROCHNOW haben den Stridulationsapparat näher beschrieben. Die Schrillleiste liegt an den häutigen Flügeln unmittelbar vor der Flügelbeuge. Die reibende Kante ist der vorletzte Hinterleibsringel.

5) *Ateuchus sacer,* der heilige Pillendreher, bringt nach M. P. DE LA BRULERIE (18) spontan einen schnarrenden Ton hervor, der dem Weibchen als Signal dienen soll. Der Stridulationsapparat dieses Tieres ist nicht untersucht.

6) Der Mondhornkäfer, *Copris lunaris*, bringt einen lauten Schrillton hervor, wenn er gestört wird (KIRBY und SPENCE, 82). Der Stridulationsapparat ist von LANDOIS (97) und PROCHNOW (127) beschrieben worden. Ein Organ liegt in der Längsrichtung des letzten Hinterleibsringels da, wo sich die Decken hinten abstutzen; es besteht aus zwei Leisten, die durch die scharfe Innenkante des Deckenrandes gerieben werden. Außer diesem hat PROCHNOW noch einige Stridulationsapparate an dem Tier beschrieben. Hierüber finden sich bei diesem Autor genaue Angaben.

7) Die Mistkäfer, *Geotrupes*, bringen bei Berührung einen lauten Ton hervor, der dem Geräusch gleicht, das durch Reiben eines harten Gegenstandes auf einem zweiten gerillten hervorgerufen wird. Der Tonapparat liegt an den Coxen der Hinterbeine. „Auf der Unterseite der Coxe erhebt sich eine Leiste, welche durch viele quere Einschnitte in eine große Anzahl feiner Rillen gefurcht ist." „Ueber diese gerillte Reibleiste der Coxe wird der scharfe Rand des dritten Hinterleibsringels gerieben und dadurch das schnarrende Geräusch hervorgerufen." Die Lautäußerung besteht aus zwei abgesetzten sich folgenden Tönen. Der eine entsteht, wenn die Hinterleibsringe kontrahiert werden, und dieser ist der kräftigere und lautere Ton; den anderen vernimmt man, wenn der Hinterleib wieder in seine normale Ruhelage zurückkehrt." Eine eingehende Beschreibung des Apparates und seiner Mechanik gibt PROCHNOW (127). Die Larven dieses Käfers sollen an den Schenkeln nach SHARP (149) ein Stridulationsorgan haben, das den Käfern abgeht.

8) Die Töne der *Trox*-Arten sind bereits DARWIN (34) bekannt, der aber ihr Stridulationsorgan nicht nachweisen konnte. Auch KIRBY und SPENCE beobachteten Töne bei *Trox sabulosus.* Die Stridulationsorgane sind zuerst von LANDOIS (97) richtig beschrieben worden. „Erstens findet sich am Hinterrande des vorletzten Hinterleibsringes auf der Oberseite eine Erhöhung, deren Länge mehr als 1 mm beträgt und die oben mit nur wenigen gut ausgeprägten Rillen versehen ist. Die tangierende Schneide liegt an der Elytra nahe der Naht. Zweitens befindet sich auf dem distalen Teile des dritt- und viertletzten Hinterleibsringes jederseits von der Mitte eine Menge zum

Teil in kleinen Reihen angeordneter kegelartiger Zähnchen, die von einer nach unten vorspringenden Ader des Hinterflügels gerieben werden. Dieser Teil ist von PROCHNOW beschrieben worden. Drittens liegen außen am sechsten und siebenten Hinterleibsringel zwei Plättchen, gegen deren Zähne Erhöhungen reiben, die auf dem entsprechenden Teil des Außenrandes der Elytren stehen.

9) Einige *Cetonia*-Species stridulieren nach SHARP, indem sie mit dem Schenkel des dritten Beinpaares gegen den Abdominalrand reiben.

10) Bei *Ligyrus* liegt die Raspel auf den Elytren, die Stridulationsplatte auf dem Urotergit.

11) Bei *Heliocopris* zeigt die hintere Oberfläche der Hüften der Hinterbeine eine quere Streifung auf einer erhabenen Leiste. Das eigentliche Stridulationsorgan liegt aber auf dem einwärts gebogenen Teile des ersten Abdominalsegmentes.

12) *Typoeus* verhält sich wie *Geotrupes*.

Ueber die Stridulationsapparate der Lamellicornier sagt PROCHNOW zusammenfassend etwa folgendes: Wohl bei keiner anderen Coleopteren-Familie findet sich eine solche Mannigfaltigkeit in der Anlage von Stridulationsapparaten wie bei den Lamellicorniern. Bei allen Vertretern, die untersucht wurden, findet sich ein mehr oder minder rückgebildetes Stridulationsorgan an den Unterflügelrandadern; nur bei einem Käfer, dem Walker, dient es nachgewiesenermaßen noch heute teilweise zur Stridulation.

e) Tenebrioniden. Schwarzkäfer.

1) Beim Männchen von *Heliopates gibbus* und *H. cribratostriatus* fand DARWIN (34) ein gut entwickeltes Reibzeug. Bei ersterem sind es zwei an der dorsalen Fläche des terminalen Abdominalsegmentes gelegene Schrilleisten, bei letzteren nur eine. Er beschreibt außerdem an den Spitzenrändern der Flügeldecken auf jeder Seite der Naht drei oder vier kurze Längsleisten, die von feinen Rippen gekreuzt werden. Ob diese ein zweites Organ darstellen oder ob sie zum Reiben des ersten dienen, läßt DARWIN dahingestellt.

Am Kopfe finden sich bei Tenebrioniden (CHAPMAN) vielfach Stridulationsorgane. Sie sind von CROTCH auch bei den Languriniern, von SHARP bei den Nitiludilen und von GORHAM und GAHAN (50) bei den Endomichiden beschrieben worden. Sie finden sich auch bei Hispiden, Cisteliden, Ptiniden, Scolitiden (CHAPMAN).

2) Zahlreiche Arten der Gattung *Pimelia* bringen nach LATREILLE (99) einen Ton durch Reiben der Füße hervor. Nach OLIVIER hat das Männchen einen runden körnigen Fleck auf der zweiten Bauchschiene, womit er durch Streichen an irgendeinem harten Körper einen Ton hervorbringt.

3) *Caciscus* hat die Raspel auf den Elytren, die Stridulationsplatte auf dem Urotergit.

f) Curculioniden. Rüsselkäfer.

Bei *Mononychus pseudacori*, dem Schwertlilienrüßler, fand WESTRING (170) den Stridulationsapparat. Er und SMITH (154) geben an, daß beide Geschlechter Töne erzeugen, während LANDOIS (97) nur dem Männchen diese Fähigkeit zuschreibt. Der Stridulationsapparat besteht aus einer gerillten Leiste am Hinterrande der Flügeldecke

zu beiden Seiten der Naht. Gegen diese wird der Rand des darunter liegenden Hinterleibsringels gerieben. Nach LANDOIS haben nur die Männchen einen solchen Apparat, nach PROCHNOW (127) die Weibchen ebenfalls. Letzteres stimmt zu den Angaben von WESTRING und SMITH.

Analog gebaut ist der Stridulationsapparat von *Cryptorhynchus lapathi.*

g) Longicornier oder Cerambyciden. Bockkäfer.

Fast alle Bockkäfer (außer *Spondylus* und *Prionus*) können einen sehr hohen Ton dadurch erzeugen, daß sie mit dem Prothorax eine nickende Bewegung ausführen. Auch am toten Käfer kann man durch

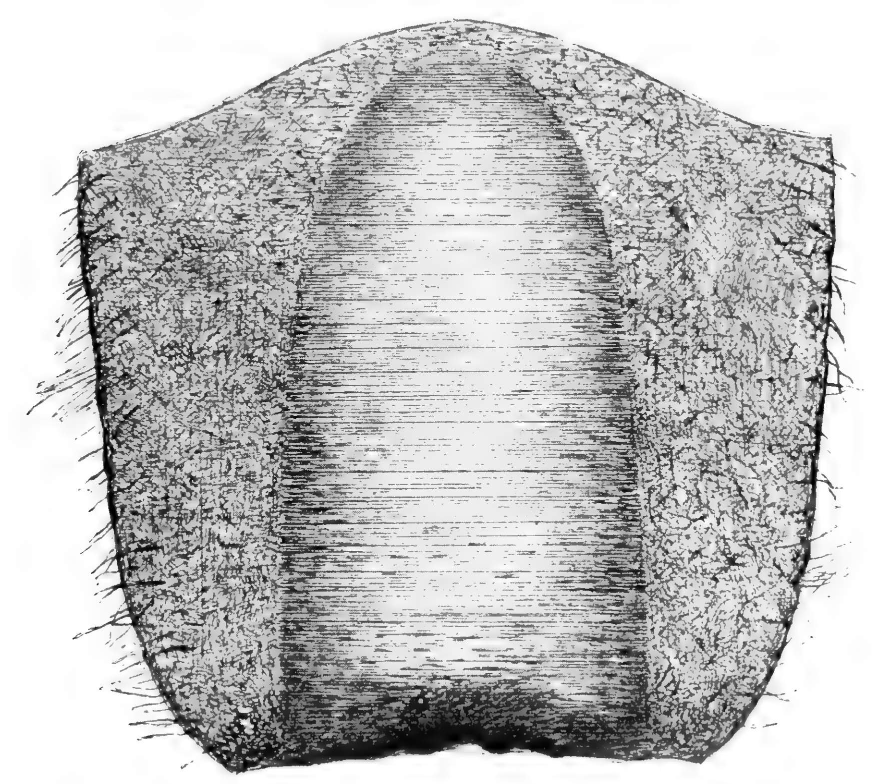


Fig 7. Stridulationsapparat von *Cerambyx cerdo.* $^{50}/_{1}$. Nach PROCHNOW.

diese Bewegung den Ton erzeugen. BURMEISTER (21) hat den Stridulationsapparat, der beiden Geschlechtern zukommt, richtig beschrieben. Der Ton entsteht durch Reibung des hinteren Randes des Vorderrückens auf dem verlängerten, in die Höhle des Prothorax etwas hineinragenden, vorderen Teil des Mittelrückens. Auf diesem Teile ist, wie LANDOIS (97) gefunden hat, eine erhabene Leiste, die mit Querrillen besetzt ist. Die Innenseite des Prothorax trägt an dem hinteren inneren Rückenrande ein messerscharfes erhabenes Leistchen. Der Ton entsteht durch Reibung der gerillten an der scharfen Leiste.

Die kleinen Arten der Bockkäfer haben zwar ausgebildete Stridulationsapparate, lassen aber keine Töne hören, obwohl sie auch analoge Bewegungen machen, wie die tönenden Bockkäfer. Vermutlich liegen die Töne über der Hörgrenze.

Longicornier von der Art *Plagithmysus* haben eine Stridulationsleiste unter dem Rande der Elytra, mit der sie das Hinterbein reiben. Außerdem haben sie ein Stridulationsknöpfchen auf dem Schenkel des 2. Beinpaares.

Die Prioniden haben ein Stridulationsorgan, dessen Raspel auf der Elytra, dessen Platte auf dem Urotergit liegt.

h) Chrysomeliden. Blatthähnchen.

Der Tonapparat der Blatthähnchen (Chrysomeliden) ist bei den verschiedenen Arten gleich gebaut. Auf dem letzten Hinterleibsringe sind zwei sehr fein geriefte Flecke, gegen welche die Spitze der Elytren, die ebenfalls gerieft ist, reibt.

Die Megalopiden haben nach Lacordaire, die Clythriden nach Croth, Darwin und Lacordaire Stridulationsorgane. Sie liegen auf dem Mesonotum.

i) Lucaniden.

Nach Leconte reiben einige Passaliden die innere Oberfläche der Elytra auf dem Abdominalrande.

k) Ipiden. Borkenkäfer.

Bei dem Borkenkäfer (*Phonopate*) kommen Stridulationsorgane nur bei Weibchen vor. Die innere Fläche des Schenkels der Vorderbeine, welche gerieft ist, reibt gegen eine geriefte Fläche auf dem Prosternum.

l) Heteroceriden.

Sie verhalten sich wie die Cetoniden.

Larven.

Stridulierende Larven findet man bei den Lamellicorniern, die durch Raspeln an den Mandibeln Geräusche erzeugen. Aehnlich verhalten sich Dynastiden-, Cetoniden-, Ruteliden-, Melolonthiden-, Sericiden-, Copridenlarven. Die Larven der Geotrupiden, Lucaniden und Passaliden stridulieren mit dem Schenkel des 2. und 3. Beinpaares (Schiödte).

2. Stridulationsapparate der Hymenoptera.

Von den Hymenopteren haben nur die Ameisen Stridulationsorgane. Es findet sich bei vielen Vertretern eine deutliche Riefung an den Stellen der Abdominalsegmente, die von den vorhergehenden bedeckt sind, in die sie wie die Teile des Tubus eines Fernrohres hineingeschoben scheinen.

Daß den Ameisen ein Stridulationsapparat zukomme, schloß Landois (97) daraus, daß das ganze Nest plötzlich in Aufregung gerät, wenn ein Beutetier auf es geworfen wird. Mitteilung des Ereignisses durch Antennenbewegung hält Landois für ausgeschlossen, weil die

Reaktion dafür zu schnell erfolgt. Unter der Voraussetzung, daß der Akt des Auffallens des Beutetieres nicht das auslösende Moment für die Aufregung im Ameisenhaufen sein kann, kann man wohl an eine akustische Mitteilung der Ameisen denken. Jedenfalls hat man bei einigen Ameisenarten Stridulationstöne gehört und auch Stridulationsapparate gefunden. So hörte GOUREAU (55) und später LANDOIS (97) bei *Mutilla* und *Ponera* deutliche Laute. Er fand auf der Oberfläche des vierten Hinterleibsringels bei *Mutilla europaea* ein dreieckiges, gerieftes Feld; bei *Ponera quadridens* finden sich an zwei Stellen Rillen, einmal dort, wo der Hinterleib an dem sogenannten Stielchen ansitzt, und ebenso am folgenden Ringe. Eine eingehende Beschreibung der Stridulationsapparate der Ameisen gibt SHARP (148). Man hört nun keineswegs bei allen Ameisen, denen ein solcher Apparat zukommt, einen Ton. LANDOIS nimmt an, daß der Ton für das menschliche Ohr zu hoch wäre, während PROCHNOW den Mangel eines Resonanzapparates dafür verantwortlich machen will. KRAUSSE-HELDRUNGEN (90) beschreibt die Stridulationstöne mehrerer sardinischer Ameisen. Auch LUBBOCK beschreibt Stridulationsapparate bei Ameisen, ebenso JANET (78, 79). SHARP (148) konnte das Stridulationsgeräusch an toten Tieren künstlich erzeugen, so bei *Dinoponera grandis*, *Paltolhyrcus commutatus*, *Pseudomyoma.* Nach MARCET stridulieren die Arten *Dasylabris* und *Stenomutilla,* nach GOUREAU (55) auch *Sphex sabulosa.*

3. Stridulationsapparate der Lepidoptera.

a) Raupen.

Bei Raupen von *Saturnia cecropia, pyri, polyphemus, Antheraea yamamai* und *perugi* beobachteten LANDOIS und GRADL ein kratzendes Geräusch, wenn die Tiere berührt wurden. Nach Untersuchungen von LANDOIS und BRAUER entsteht der Ton dadurch, daß die Raupen den Kopf blitzschnell in das erste Thorakalsegment zurückziehen und dabei die Haut an dem stark chitinisierten Halsschild reiben. Eine analoge Erscheinung hat PROCHNOW (127) bei *Rhodia fugax* beobachtet, während er sie für *Antheraea yamamai* nicht bestätigen konnte.

b) Schmetterlinge.

Die Schmetterlinge besitzen keine eigentlichen Stridulationsapparate. Manche Arten lassen ein zischendes Geräusch hören, wenn sie plötzlich die Flügel öffnen, so z. B. *Vanessa io* und *antiopa, Aretia caja,* und der Winden- und Ligusterschwärmer (RUDOW, 140). Nach FRINGS (49) läßt die Imago von *Parnassius apollo* ein lautes Zirpen vernehmen, wenn sie beunruhigt wird. Dies rührt her von heftigem und anhaltendem Reiben der Tibien und Tarsen beider hinteren Beinpaare an dem mit steifen Haaren besetzten Wurzelfeld der Hinterflügel.

4. Stridulationsapparate der Hemiptera-Heteroptera.

Bei den Heteropteren ist nach WESTRING (170) das Stridulationsorgan auf dem letzten Urosterniten gelegen, der ein Feld mit zarten transversalen Streifen trägt. Auf diesem Felde reibt die Tibia des

Hinterbeines. Handlirsch (69, 70) hat diese Beobachtung für beide Geschlechter zahlreicher Species der Arten *Pachycoris*, *Tectocoris*, *Scutellera*, *Tetynaria* gemacht.

1) Cimiciden. Ob es sich bei dem Organ, das Ribaga bei dem Weibchen von *Cimex lectularius* beschreibt, um ein Stridulationsorgan handelt, ist zweifelhaft. Man hört kein Geräusch von dem Tiere.

Die Reduviiden (Schnabelwanzen) haben einen sehr gut ausgebildeten Stridulationsapparat. Er ist zuerst bei *Reduvius personatus* 1710 durch Ray (129) genau beschrieben worden. Es findet sich „eine längliche Reibleiste am Prosternum zwischen den Hülften der beiden Vorderbeine am Prothorax. Dieselbe ist durch äußerst feine Rillen quergerieft. Ueber diese Reibleiste wird die Spitze des Saugschnabels hingerieben, wodurch ein zirpendes Geräusch entsteht“. Man vergleiche auch Degeer (36), der zuerst auch bei anderen Reduviiden (*Coranus*) Stridulationsapparate gefunden hat. Ihm widersprechen Fabricius, Burmeister (21) u. a., hingegen stimmt Handlirsch (69, 70) Ray zu und gibt an, daß Stridulationsorgane bei allen Reduviiden und Phimatiden vorkommen.

2) Notonectiden, Wasserwanzen. *Corixa striata* läßt, wie die englischen Beobachter R. u. M. Bale wahrgenommen haben, unter Wasser ein lautes Zirpen vernehmen. Ebenso andere Corixen nach Redfern. Landois (97) hat den Stridulationsapparat entdeckt, der nur dem Männchen zukommt. Es reibt eine Zahnleiste, die sich auf der Innenseite der Tarsen der Vorderbeine befindet, über die quergeriefte Fläche des vorletzten Saugschnabelgliedes. Diese Beobachtungen sind bestätigt durch Schmidt (144), Bryant (17), Thompson (161), Carpenter (26), Nichols (117). Eine genaue Untersuchung hat Handlirsch (69, 70) vorgenommen. Abweichend von den übrigen Autoren gibt Kirkaldy (83, 84) an, daß der Tarsus des einen Vorderbeines auf der Stridulationsleiste des anderen reibt. *Corixa Geoffroyi* hat außer dem beschriebenen Stridulationsapparat noch einen zweiten, den Prochnow beschrieben hat. Sie hat eine starke Ader, die, von der Flügelwurzel zum Innenrande des Deckflügels gehend, ein Dreieck begrenzt. An dem Innenrande dieses Dreiecks stehen zapfenförmige Erhöhungen, über die der andere Flügel reibt. Ein analoges Stridulationsorgang der 7. Rückenplatte beschreibt White (171) bei *Macrocorixa*, *Orinocorixa*. Siehe auch Handlirsch (69, 70). Dieses Reibzeug kann nach Kirkaldy (83, 84) nur beim Fluge oder der Begattung spielen.

3) Nepidae, Wasserskorpione. Bei *Nepa* und *Naucoris* beschreiben Frisch, Swinton und Handlirsch (69, 70) ein Stridulationsorgan.

5. Stridulationsorgan der Pseudoneuroptera.

Bei den Libelluliden findet sich am Hinterkopfe eine Reibleiste, die sich an einer Stridulationsleiste des Prothorax reibt.

6. Stridulationsapparate der Orthoptera.

a) Acrididen, Feldheuschrecken.

Das Zirpen der Heuschrecken ist in unserem Klima der bekannteste Stridulationslaut. Man beobachtet ihn an sonnigen Sommertagen auf jeder Wiese. Wenn man sich ruhig ins Gras legt, so hat

man auch Gelegenheit, das Spiel der Tiere zu sehen, die sich bald aus ihren Schupfwinkeln hervorwagen und ihr Konzert beginnen. Ich habe sie häufig auf meinen Kleidern sitzen sehen und zirpen hören.

Den Stridulationsmechanismus hat bereits ARISTOTELES (7) erkannt „αἱ ἀκρίδες τοῖς πηδαλίοις τρίβουσαι ποιοῦσι τὸν ψόφον“ (die Grashüpfer bringen ihre Töne durch Reibung der Schenkel hervor). Den Bau des Lautapparates von *Stenobrothus* hat LANDOIS (97) genau beschrieben. „Die Schenkel des 3. Beinpaares der Feldheuschrecken sind keulenförmig und dabei jederseits abgeplattet. Auf der inneren Fläche des Schenkels, welche den Flügeldecken zugewandt ist, befinden sich am Rande ringsherum zwei Adern, welche ein tiefer gelegenes Mittelfeld umsäumen. Von diesen Adern ragt die zweite, von unten aus gerechnet, am meisten über die Schenkelfläche hervor. Unterzieht man diese Ader einer mikroskopischen Untersuchung, so findet man, daß auf derselben eine Menge kleiner Zähnchen eingelenkt sind. Nicht die ganze Ader ist mit derartigen Zähnchen besetzt, sondern

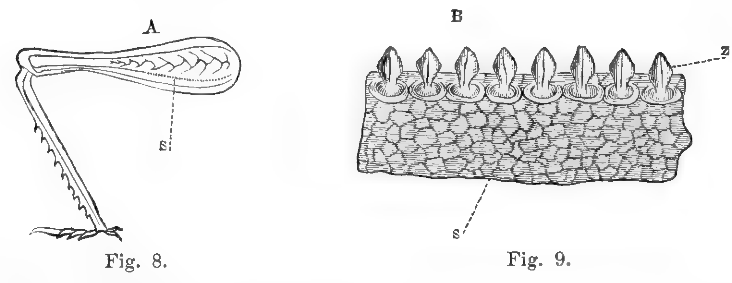


Fig. 8. Fig. 9.

Fig. 8. *A* Hinterbein einer Feldheuschrecke von der inneren Seite. Dreimal vergrößert. *s* Schrillader, welche, soweit sie punktiert, mit Zähnchen versehen ist. Nach LANDOIS.

Fig. 9. *B*. *s* Teil der Schrillader desselben Beines. 100 mal vergrößert, *z* die lanzettlichen Zähnchen stehen in einer Reihe. Nach LANDOIS.

nur der Teil, welcher der Einlenkungsstelle des Schenkels zugewandt ist“. „Es ist gerade die Stelle des Schenkels, welche mit den Flügeldecken in Berührung gebracht werden kann.“ „Die Flügeldecken sind mit vielen Adern durchzogen, von denen eine Längsader namentlich vor allen übrigen hervorragt.“ „Reibt nun das Tier seine innere Schenkelfläche an der Flügeldecke, so kratzt die bezahnte Schrillader des Schenkels über jene erhabene Ader des Flügels und bringt die Flügeldecke in tönende Schwingungen. Die Tiere reiben gewöhnlich beide Schenkel zugleich an die Flügeldecken“. Der Schrillapparat ist in der Regel bei den Weibchen rudimentär entwickelt und ist zum Tönen ungeeignet. Einige Formen, z. B. *Stetophyma fuscum*, zeigen bei beiden Geschlechtern einen vollkommenen Stridulationsapparat. Es gelingt, auch bei toten Tieren durch Reiben der Schenkel an den Flügeldecken den Schrillton zu erzeugen.

KREIDL und REGEN (91) haben das Zirpen der Feldgrille mit Hilfe des Archiv-Phonographen untersucht. Sie fanden die Tonhöhe etwas über e^5, im Mittel 4190 Schwingungen. Es kommen Schwingungszahlen bis 3157 herab ebenfalls vor. Dieses Resultat stimmt mit dem durch Vergleich mit einer Galtonpfeife erhaltenen überein. Durch stroboskopische Untersuchung stellten die Autoren fest, daß die Schrill-

ader 24—32mal in der Sekunde angestrichen wird. Da der Strich etwa 131 Zähne trifft, so würde die Rechnung 3144—4192 Schwingungen pro Sekunde ergeben.

Bei ausländischen Feldheuschrecken ist nach Darwin vielfach die Basis des Hinterleibes in eine Blase verwandelt, die als Resonator wirken soll.

Psophus stridulus hat nach Prochnows Untersuchungen einen Stridulationsapparat, bei dem die Schrillader sich auf den Flügeln, die reibende Schneide dagegen aber auf den Hinterschenkeln liegt. Einen ähnlichen Apparat besitzt nach den Untersuchungen von Graber (56) *Stetophyma grossum*. Bei *Tetrix* entsteht der Ton nach Haller (66) durch Reibung der Hinterschenkel an den Seiten der Verlängerung des Halsschildes. Dieses trägt grubige Vertiefungen, jene haben Zähne.

b) Locustiden. Laubheuschrecken.

Der Tonapparat der Laubheuschrecken, der „grünen Heupferde“ des Volkes, ist von Landois (97), Darwin (34) und Graber (56), neuerdings von Prochnow (127) näher untersucht worden. Landois gibt eine allgemeine Beschreibung auf Grund seiner Untersuchungen an *Locusta viridissima* und *Decticus verrucivorus*.

„Die rechte Flügeldecke des Männchens enthält in dem dreieckigen Stücke, welches horizontal dem Hinterleibe aufliegt eine feine durchsichtige Haut (Spiegel der Autoren) ringsherum eingeschlossen von kräftigen Chitinleisten (Spiegelrand). Hinter diesem größeren tamburinartigen Instrument liegt noch ein kleineres von dreieckiger Gestalt. Die linke Flügeldecke zeigt auf der Unterseite etwa 2 mm hinter der Flügelwurzel eine sehr kräftige Querader von der Gestalt eines Paragraphenzeichens. Auf dieser Ader stehen viele kleine Querstege. Wir wollen auch diese Ader die Schrillader nennen.

Der Ton wird nun in der Weise hervorgebracht, daß die Schrillader der linken Flügeldecke über den erhabenen inneren Rand des Spiegels auf der rechten Flügeldecke gestrichen wird. Durch diese geigende Bewegung entsteht ein sehr lautes Gezirpe, ähnlich wie bei den Heimchen und Grillen. Die älteren Autoren, unter denen noch Burmeister, kannten diese Reibader nicht und erklärten die Entstehung des Tones dadurch, daß sie annahmen, die Luft ströme aus den Stigmen und setze die Flügel in schwingend tönende Bewegung.

Die Laubheuschrecken können nie mit den Flügeln abwechseln, daß sie etwa die linke Flügeldecke als Instrument benutzten, welches durch die rechte Decke angegeigt würde. Es hat zwar auch die rechte Flügeldecke auf ihrer Unterseite eine Schrillader; dieselbe ist aber im Vergleich zu der an der linken Decke außerordentlich unvollkommen. Ferner fehlt auch der Spiegel auf der linken Decke und nur sehr schwach sind hier die Adern, welche die dem Spiegel der rechten Decke entsprechende Stelle umgeben. Ebenso verhält es sich mit der Spiegelhaut selbst. Dieselbe ist auf dem linken Flügel dicker und mit Adern durchzogen.“

Die Weibchen von *Locusta* und *Decticus* sind stumm, bei ihnen ist der Schrillapparat rudimentär entwickelt. Eine Ausnahme bildet nach Darwins Angabe die Locustide *Ephippiger*, bei der Westwood Männchen und Weibchen mit Schrillapparaten ausgestattet fand.

c) Achetiden. Grabheuschrecken.

Bei *Gryllus campestris*, der Feldgrille, und *Gryllus domesticus*, dem Heimchen, haben die Männchen einen übereinstimmend gebauten Schrillapparat (Goureau, 55). Die Unterseiten der Flügel haben in einer Entfernung von der Flügelwurzel, die gleich einem Drittel der Flügeldeckenlänge ist, eine schmale, hohe, wenig gebogene Ader, die nach unten über die Flügelfläche stark hervorragt. Diese Ader ist gerieft. Ueber diese Riefen gleitet bei der Stridulationsbewegung die Schneide des anderen Flügelrandes so, daß der von der Kante dieser Schneide und der Ader gebildete Winkel etwa 90° beträgt.

Während der Stridulationsbewegung „werden die Flügel so gehalten, daß nur Schneide und Ader sich berühren, sonst kein Teil der Deckflügel“. Wie Landois beobachtet hat, klappen die Flügeldecken bei jedem Schrill etwas mehr zusammen. „Beim anhaltenden Zirpen reibt das Tier die Schrillader der rechten Flügeldecke über die erhabene Seite der linken, wechselt jedoch mit der Bewegung insofern ab, als es eine Zeitlang bei der schließenden, dann bei der öffnenden Flügelbewegung den Ton erzeugt.“

„Nach jedem Schrillton sowohl bei der einschiebenden als ausschiebenden Bewegung der Decken ist eine Pause und während derselben werden die Decken so gehalten, daß sich kein Flügelteil berührt.“ „Nur während des Striches der Schrillader berührt die Ader die Leiste des anderen Flügels.“ Landois nimmt an, daß der Mangel jeder Berührung der beiden Flügeldecken außer an der Reibstelle für die Intensität des Schalles von Vorteil ist. Er nimmt eine Resonanz der Flügeldecken an. Als Stütze für diese Meinung dienen ihm auch Versuche Roesels, der beobachtete, daß Einschnitte in die Flügeldecken den Ton schwächen, ebenso wie Abtragung von Teilen der Flügeldecken.

An toten Tieren gelingt es, durch Nachahmung der Bewegung einen Ton zu erzeugen.

Im Prinzip gleicht den Schrillapparaten der Feldgrille und des Heimchens der von *Gryllotalpa vulgaris*, der Maulwurfsgrille (Goureau, 55).

F. Die Laute der Lepidopteren.

So zahlreich unter den bisher besprochenen Insektenarten, die zur Stimmgebung befähigten sind, so gering ist die Zahl ihrer Vertreter unter den Lepidopteren.

Am bekanntesten unter ihnen ist unser größter Schmetterling, der Totenkopf. Dieser erzeugt, wenn er berührt wird, einen flötenden, ziemlich reinen und lauten Ton. Ueber die Entstehung dieses Tones hat Réaumur (130) die ersten Versuche angestellt. Er kommt zu dem Resultat, daß der Ton durch Reiben der Palpen am Rüssel erzeugt werde. Er schließt dies daraus, daß der Schmetterling unfähig zur Produktion des Tones wurde, wenn er den Rüssel mit einer Nadel nach oben bog. In dieser Stellung kann der Falter ihn nicht bewegen. Dagegen beobachtete Rösel von Rosenhof (139), daß der Falter bei der Erzeugung des Tones den Rüssel nicht bewegt. Rösel nimmt an, daß der Ton zwischen dem Bruststück und dem Hinterleib durch Reibung erzeugt würde.

Eine ganz andere Erklärung gibt Burmeister (21). Er sagt: „In neueren Zeiten hat Passerini Beobachtungen über das Organ, vermittelst welches der Ton hervorgebracht wird, angestellt, aus welchen sich ergibt, daß es allerdings im Kopfe seinen Sitz habe. Er fand im Kopfe eine Höhle, welche mit dem falschen Kanale des Rüssels (soll wohl heißen mit dem mittleren, durch Aneinanderlegung beider Hälften des Rüssels gebildeten Kanale) zusammenhängt, und um deren Eingang Muskeln liegen, welche sich abwechselnd heben und senken, und durch diese Bewegungen die Luft aus der Höhle treiben und in dieselbe wieder einströmen lassen. Ich sehe aber nicht ein, wie das bloße Aus- und Einströmen der Luft einen so lauten Ton hervorbringen könne, wenn nicht am Eingang ein durch den Luftstrom in Schwingungen gesetzter Körper befindlich ist. Ein solcher müßte also noch nachgewiesen werden, um den Mechanismus, durch welchen der Totenkopf seinen klagenden Ton hervorbringt, vollständig zu erklären. Mir hat noch kein Individuum dieses sonst nicht seltenen Schmetterlings zu Gebote gestanden, ich kann also, durch Autopsie belehrt, nichts darüber anführen; nach Duponchel, dem wir die Mitteilung von Passerinis Beobachtungen verdanken, liegt zwischen den Augen und der Basis des Rüssels eine feine, wie ein Trommelfell gespannte Haut, die allerdings, wenn man annimmt, daß die obige Höhle unmittelber an dieselbe stößt, und sie selbst durch die ein- und ausströmende Luft in Schwingungen versetzt wird, Ursache des Tones sein könnte. Duponchel fand diese Haut auch bei *Sphinx convolvuli* O., der indessen keinen solchen Ton hören läßt, allein ihm würde alsdann die innere Höhle fehlen, womit er zugleich die Fähigkeit, jene Haut, so wie der Totenkopf, in Schwingungen versetzen zu können, einbüßte und deshalb auch stumm ist."

Burmeister selbst äußert sich nur dahin: „Der Totenkopf läßt einen eigentümlichen, klagenden Laut hören, welcher vermittels eines im Kopfe befindlichen, besonderen Organes hervorgebracht wird."

Rudolph Wagner (165) hat an 8 lebenden Exemplaren die Stimmbildung physiologisch und anatomisch untersucht und ist dabei zu folgenden Resultaten gekommen: Die beiden Geschlechter sind zur Produktion eines Tones befähigt, sie lassen ihn aber nur hören, wenn sie gereizt oder angefaßt werden. Am intensivsten ist der Ton bei eingezogenem Rüssel, aber auch bei hervorgestrecktem kann er produziert werden. Bewegungen des Rüssels finden bei der Phonation nicht statt. Resektion der Rüsselspitze oder der Palpen stört die Stimmbildung nicht, aber Auseinanderspreizen der beiden Rüsselhälften hebt sie auf. Wagner fand im Vorderterteile des Hinterleibes eine große Saugblase. Er nimmt an, daß das Ein- und Ausströmen der Luft aus dieser Blase in den Oesophagus und den Rüssel den Ton erzeuge. Dieser Erklärung hat sich Landois angeschlossen und sie durch einige Versuche zu stützen versucht.

„1) Es gelingt leicht, dem Totenkopfschwärmer durch den Rüssel Luft einzublasen. Ich rollte den Rüssel auf, nahm ihn in den Mund und blies sanft hinein. Dabei schwillt der Hinterleib des Schmetterlings nicht unbedeutend auf. Drückt man nun sanft auf den Hinterleib, so zirpt der Schwärmer so lange und zwar anhaltend, als der Druck andauert. Auch bei frisch getöteten Exemplaren gelingt dieses Experiment.

2) Wird der aufgeblasene Totenkopf unter Wasser gebracht, so sieht man während des Druckes und während des Piepens beständig Luftbläschen an der vorderen Fläche etwa in der Mitte.

3) Jeder auch nicht künstlich aufgeblasene Schwärmer zeigt während des Piepens dasselbe Phänomen, wenn man ihn nur unter Wasser bringt.

4) Schneidet man den ganzen Rüssel ab, so wird der Schwärmer stumm. Dasselbe geschieht, sobald der Spalt der beiden Rüsselhälften mit Gummi arabicum verklebt wird, ebenso wenn die beiden Rüsselhälften auseinander gebogen werden.

Der Ton kommt in ähnlicher Weise zustande, als wenn man die Luft stark durch eine Längsspalte eines Strohhalmes zwängt, welcher an einem Ende durch einen Halmknoten geschlossen ist.

Unter gewöhnlichen Umständen piept der Totenkopfschwärmer in kurzen Absätzen. Namentlich ist es die Kehle, welche durch ihre Muskulatur dazu von wesentlichem Einfluß ist. Daher kann auch immerhin der Schwärmer noch schwach piepen, wenn ihm die Saugblase des Hinterleibes unterbunden wird. Er ist ja imstande, geringe Portionen Luft aufzuschlucken und später diese für den Schrei zu benutzen.

Wir hätten somit in dem Totenkopfe den einzigen Schmetterling, welcher eine Lautäußerung durch den Rüssel hervorbrächte. Vermutlich werden aber die beiden ausländischen Verwandten *A. satanas* und *A. lachesis* dieselbe Lautäußerung von sich geben".

Neben anderen Autoren nimmt v. Aigner-Abafi (4) einen hiervon abweichenden Standpunkt ein. Nach ihm entsteht der Ton durch die Reibung der beiden Rüsselhälften aneinander. Diese sind so gebaut, daß jede von ihnen je einen konkaven und konvexen Falz hat, die so ineinander gefügt sind, daß sie den Rüssel verschließen. Durch die Reibung dieser glatten Flächen aneinander soll der Ton entstehen.

Hiermit steht nicht im Einklang die Beobachtung, daß der Falter den Ton auch erzeugen kann, wenn der Rüssel ausgestreckt wird und seine beiden Hälften voneinander getrennt werden (Prochnow); ja völlige Entfernung des Rüssels vernichtet den Ton nach Passerini und Ghiliani nicht.

Man sieht, daß die verschiedenen Beobachter zu sehr verschiedenen Resultaten gekommen sind. Ein Urteil zu fällen, wer das Richtige getroffen hat, ist ohne eigene Beobachtungen nicht möglich. Es seien hier deshalb die Argumente des letzten Untersuchers, Prochnows, wiedergegeben:

„Wenn man nämlich den Rüssel aus Puppen, die den Falter entwickelt enthalten, herauspräparariert, sieht man zwei nicht kongruente, halbzylindrische Hälften, die in der Mediane beiderseits durch eine Haut abgeschlossen sind und nur lose nebeneinander liegen. Schon bei schwacher Vergrößerung, wenn nicht mit bloßem Auge, erkennt man auf Ober- wie Unterseite, namentlich aber unten, eine sehr deutliche Querriefung und kann an einem nicht zu weichen Saugrüssel mit einer Schneide (etwa der eines Rasiermessers oder Skalpells) einen hellen Ton dadurch hervorbringen, daß man die Schneide senkrecht über die Unterseite des Rüssels gleiten läßt. Der Ton ist dem, den der Totenkopf hervorbringt, nicht unähnlich. Aber dieser Ton ist nicht der, den der Totenkopf erzeugt. Es gelingt leicht, sich davon zu überzeugen, daß der Ton des Falters nicht auf

diese Weise hervorgebracht wird. Denn nimmt man einen lebenden Falter in die Hand, so gewahrt man, daß der Rüssel absolut ruhig bleibt, während der Ton erzeugt wird. Indes kommt der Ton unzweifelhaft aus der Gegend des Kopfes. Eine Bewegung desselben, wobei sich wie gewöhnlich eine Schrilleiste gegen spitze Schuppen oder eine Kante reibt, ist nicht zu bemerken.

Während dieser Manipulation sieht man den Totenkopf sich heftig sträuben und hört dabei bisweilen, etwa in jeder Sekunde einmal, meist jedoch seltener, den schwach zirpenden Ton. Ich habe ein Tier dreimal dadurch zum Ausstoßen des Tones veranlassen können, daß ich die Stelle des Abdomens, wo die Luftblase liegt, zusammendrückte. Der dabei erzeugte Ton war genau derselbe, wie der sonst hörbare. — Sehen wir indes, wie weit sich die Angaben älterer Autoren selbst widersprechen und dadurch zum Teil widerlegen! Da beobachtet ist, daß der Totenkopf nach Amputation des Rüssels nicht stumm ist, so kann der Ton nicht durch Vibration der Ränder einer Spalte in der Rüsselmitte hervorgebracht werden. Wenn also berichtet wird, daß der Ton um so schwächer wird, je mehr von dem Rüssel abgeschnitten wird, so ist der Grund dafür anderswo zu suchen. Vielleicht wurde das schon nicht mehr sehr lebensfähige Versuchstier durch jede Operation mehr geschwächt.

Auch scheint es mir, daß die Ränder der „Schallöffnung“ zu stark chitinisiert sind, als daß sie durch den offenbar nicht sehr starken Luftstrom in Vibration versetzt werden könnten. Das Austreten von Luft an der vorderen Rüsselmitte beweist gar nichts für die zitierte Annahme, da die Luft bereits vorher im Innern des Körpers Stimmbänder in Schwingungen versetzt haben kann.

Wenn einige Autoren berichten, die Amputation des Rüssels mache das Tier stumm, so ist zu bemerken, daß die Mitteilungen anderer Beobachter, daß es dann noch „flöten“ kann, viel mehr bedeuten — wiegt doch in einem solchen Falle eine positive Beobachtung 100 negative auf. In allen jenen Fällen mögen andere Folgen der Amputation das Tier haben verstummen lassen, nicht das Fehlen des Rüssels mit dem Stimmorgan. Der Rüssel selbst kann also der Träger des Stimmorgans nicht sein.

H. Redlich nimmt die Ränder der von dem Rüssel und dem darüberliegenden stark chitinisierten Labrum gebildeten Rinne als Stimmapparat in Anspruch, offenbar ohne daran zu denken, daß derartige aus sehr hartem Chitin gebildete Organe unmöglich durch einen schwachen Luftstrom in tönende Vibration versetzt werden können, selbst wenn die Rinne sehr schmal ist. Daß durch die Rinne Luft austreten kann, soll nicht geleugnet werden, da sie ja, wie man leicht sehen kann, unmittelbar in die Passerinische Höhle führt. Auch beweist der Befund, daß das Tier nach Verstopfen der Rinne stumm ist, nichts für die Redlichsche Annahme, da ja dann bei geeigneter Konstellation der den Rüssel bildenden Maxillen kein Luftstrom austreten, also kein Respirationston entstehen kann.

Es ist demnach als fast gewiß zu bezeichnen, daß die Stimme des Totenkopfes nicht nach Art der Zungenpfeifen außen am Kopfe durch Vibration der Ränder einer Oeffnung in der Mitte oder an der Basis des Rüssels entsteht. Also muß der Ton im Innern zustande kommen. Zweifellos kommt er aus der Gegend des Kopfes; dort findet sich auch nach meinen Untersuchungen, die ich leider aus

Mangel an lebendem Material nicht zu einem in jeder Hinsicht befriedigenden Abschlusse bringen konnte, ein Apparat, der mir als das Stimmorgan erscheint. Entfernt man nämlich den Rüssel, so ist unterhalb seiner Basis eine weiße, ziemlich feste Haut freigelegt, und wenn man diese abpräpariert, so sieht man eine kleine Höhlung, die unmittelbar darunter liegt, in der ein der die Höhlung bedeckenden Haut etwa paralleles, ziemlich dünnes Häutchen ausgespannt ist, das wahrscheinlich vornehmlich als Stimmband funktioniert, indem es durch die aus der Luftblase im Abdomen herausgepreßte und durch die Höhlung streichende Luft in tönende Vibration versetzt wird."

Einen neuen Schmetterling, der einen Ton produziert, hat JAPHA (81) beobachtet. Es handelt sich um eine *Amphonyx*-Art, die er an der Ostküste Südamerikas in Santo beobachtete. Die Weibchen produzierten einen lauten Ton, der dem Zirpen einer Grille ähnlich war, die Männchen waren stumm. Nähere Beobachtungen konnte JAPHA nicht machen. Ueber eine Reihe anderer tönender Schmetterlinge siehe das Literaturverzeichnis.

Literatur.

Arthropoden.

1. ***Abicot,*** *Note rélative à la stridulation du Sphinx Atropos. Ann. de la Soc. Linn. Franç., Sér. 2a T. 1 (1843), p. 50.*
2. ***Adlerz, G.,*** *Stridulationsorgan och ljdfornimmelser hos myror. Ofvers. K. Vetensk. Akad. Förhandlingar Stockholm, 1895, No. 10,' p. 769.*
3. ***Agassiz, L.,*** *On the phonetic apparatus of the criket. Proc. of the Amer. Assoc. f. Advanc. of Science 1. Meet. 1848, p. 41.*
4. ***v. Aigner-Abafi,*** *Illustr. Ztschr. f. Entomol., Bd. 4 (1899), p. 289, 337, 355.*
5. ***Altum,*** *s. Ratzeburg.*
6. ***Aplin, O. V.,*** *Stridulation of Cicadidae and Orthoptera. The Zoologist, Ser. 4 Vol. 1, p. 432.*
7. ***Aristoteles,*** *Historia animalium.*
8. ***Arrow, G. F.,*** *Sound production in the Lamellicorn Beetles. London Entomol. Soc. Transact., 1904.*
9. ***Babb, F. G.,*** *On the stridulation of Passalus cornutus. Entomol. News, Vol. 12, p. 257.*
10. ***Bach, M.,*** *Die Wunder der Insektenwelt, Soest 1870.*
11. *— Verhandl. d. Naturhist. Ver. d. Rheinl., Bd. 20, 2 (1863).*
12. ***Ball, R.,*** *On noises produced by one of the Notonectidae. Rep. of the British Assoc. 1845, p. 116.*
13. ***Bar,*** *Note controversive sur le sens de l'ouïe et sur l'organe de la voix chez les insectes, Bruxelles 1873.*
14. ***Bedel, L.,*** *et* ***François, Ph.,*** *Sur l'appareil stridulatoire des Siagona. Bull. de la Soc. entomol. Française, 1897, p. 38.*
15. ***Berlese, A.,*** *Gli insetti, Mailand 1909, Vol. 1.*
16. ***Bergroth, E.,*** *Stridulating Hemiptera of the subfamily Hyalinae with descriptions of new genera and new species. Proc. Zool. Soc. London, 1905.*
17. ***Bruyant, C.,*** *Sur un hemiptère aquatique stridulant Sigara minutissima. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc., T. 118 (1894), p. 299.*
18. ***de la Brulerie, M. P.,*** *Journ. of Travel, Vol. 1, p. 135.*
19. ***Bueno, J. R. de la Torre,*** *Notes on the stridulation and habits of Ranatra fusca. Canad. Entomol., Vol. 35 (1903), p. 235.*
20. ***Buhk, F.,*** *Stridulationsapparat bei Spercheus emarginatus. Ztschr. f. wiss. Insektenbiol., Bd. 6 (1910), p. 342.*
21. ***Burmeister,*** *Handbuch der Entomologie, Bd. 1.*
22. ***Burr Malcolm,*** *The stridulation of Orthoptera. The Zoologist, Ser. 4 Vol. 1, p. 516.*
23. ***Camerarius, J.,*** *Apum industria, justicia, cura, munia; apum murmur unde. Syllog. memorab., Cent. 9, Part. 99 (1627), p. 727.*
24. ***Carlet, G.,*** *Sur l'anatomie de l'appareil musicale de la cigale. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc., T. 86 (1876).*
25. *— Mémoire sur l'appareil musical de la cigale. Ann. d. Sc. nat., Zool., Sér. 6 T. 5 (1887), No. 3—5.*

26. **Carpenter, G. H.,** *The stridulation of Corixa. Irish Natural., Vol. 4 (1894), p. 253.*
27. **Carus, C.,** *Ueber die Stimmwerkzeuge der italienischen Zikaden. Carus' Analekt. z. Natur- u. Heilwiss., 1829, p. 141.*
28. **Chavannes, M.,** *Sur le cri du Sphinx Atropos. Act. Soc. Helvet. scient. nat. 17. Sess. 1832, p. 93.*
29. **Cobelli, R.,** *Gli Ortotteri genuini del Trentino. 10. Publ. Mus. civic. Rovereto, 1886, 1887.*
30. — *Le stridulazioni dell'Acherontia atropos. Verhandl. Zool.-bot. Ges. Wien, Bd. 52 (1902), p. 572.*
31. — *Appendice agli ortotteri genuini del Trentino. 43. Publ. Mus. civic. Rovereto, 1906.*
32. **Coupin, H.,** *Le chant des insectes. Revue scient., Sér. 4 T. 16, No. 25, p. 782.*
33. **Dale, J.,** *On the ticking of Anobium. Magaz. of Nat. Hist., Ser. 1a Vol. 7 (1834).*
34. **Darwin, Ch.,** *Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl. Uebers. v. J. v. Carus, Stuttgart 1902, 6. Aufl.*
35. **Delgado, M.,** *Más sobre la estridulacion de los insectos. Bolet. Soc. Aragon. Cienc. nat., Vol. 2 (1903), p. 118.*
36. **Degeer,** *Observations sur la propriété singulière qu'ont les grandes chenilles à quatorze jambes et à double queue etc. Mém. Soc. étrang., 1780.*
37. **Dolbeer,** *Amer. nat. Sc., 1897, p. 970.*
38. **Donisthorpe, H.,** *Notes on the copulation of Hydrophilus piceus. Entomol. Record, Vol. 12, p. 291.*
39. **Donitz, W.,** *Ein singender Schmetterling. Berl. Entomol. Ztschr., Bd. 31 (1887), p. 9.*
40. **Doubleday** *s. Darwin.*
41. **Duméril,** *Traité élémentaire, T. 2.*
42. **Duponchel, P.,** *Compte rendu des expériences faites à l'effet de découvrir l'organe de cri dans le Sphinx Atropos. Ann. de la Soc. entomol. Française, T. 8 (1839), p. 59.*
43. **Edes,** *Journ. of Boston Soc. of med. Sc., Vol. 4 (1899), p. 39.*
44. **Edmonds, R.,** *The death-watch; the ticking of Anobium. Magaz. of Nat. Hist., Vol. 7 (1834), p. 468.*
45. **Emery, C.,** *Zirpende und springende Ameisen. Biol. Ctbl., Bd. 13 (1893), p. 189.*
46. **Erichson,** *Die Käfer der Mark Brandenburg, Berlin 1837.*
47. **Esam, W. W.,** *Stridulation in Halias prasinana. Entomol. Record, Vol. 4, p. 224.*
48. **Felici, G.,** *Lettera intorno al santo delle Cicale. Giorn. dei Litterati d' Italia, Vol. 36 (1724), p. 50.*
49. **Frings, C.,** *Ein Tonapparat bei Parnassius Apollo. Soc. entomol., Vol. 11 (1897), p. 190.*
50. **Gahan, J. C.,** *Stridulating organs in Coleoptera. Transact. Entomol. Soc. London, 1900, p. 433.*
51. **Ghiliani, V.,** *Renseignements sur la stridulation de Sphinx Atropos. Ann. de la Soc. entomol. de France, Sér. 2 T. 2 (1844), p. 72.*
52. **Gibb, G.,** *On the generation of sounds by Canadian Insects. Canad. Natural. and Geol., Vol. 4, p. 121.*
53. **Gillmer, M.,** *Etwas über die Stimme des Totenkopfes. Literaturbericht. Entomol. Ztschr., 1903, p. 94.*
54. **Gounelle, E.,** *Sur les bruits produits par deux espèces américaines de fourmis et de termites. Bull. de la Soc. entomol. de France, 1900, p. 168.*
55. **Goureau, M.,** *Essai sur la stridulation des insectes. Annal. de la Soc. entomol. de France, T. 6 (1837), p. 31.*
56. **Graber, V.,** *Ueber den Tonapparat der Locustiden, ein Beitrag zum Darwinismus. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 22 (1872), p. 100.*
57. — *Die abdominalen Tympanalorgane der Zikaden und Gryllodeen. Denkschr. d. Math.-phys. Kl. d. Wiener Akad., Bd. 36 (1876).*
58. — *Die äußeren mechanischen Werkzeuge der Tiere. Das Wissen der Gegenwart, Leipzig 1886.*
59. **Greene, J.,** *Note on a hissing noise produced by a hibernating Vanessa Io. Transact. Entomol. Soc. London, Ser. 2a Vol. 2 (1853), p. 98.*
60. **Grützner, P. M.,** *Physiologie der Stimme und Sprache. II. Teil des Handb. d. Physiol. v. L. Hermann, Leipzig 1879.*
61. **Guérin, M. F.,** *Compte rendu des expériences faites chez M. Duponchel par plusieurs membres de la Société à l'effet de découvrir l'organe du cri dans le Sphinx à tête de mort Acherontia Atropos. Annal. de la Soc. entomol. de France, T. 8 (1839), p. 59.*
62. **Guilding, L.,** *Observations on the crepitaculum and the foramina in the anterior tibia of some orthopterous insects. Transact. Linn. Soc. London, Vol. 15 (1827), p. 153.*

63. ***Haase, E.***, *Tonäußerung von Argiva. Korrespondenzbl. d. Entomol. Ver. Iris Dresden, 1888, No. 5, p. 337.*
64. ***Haldemann, J. J.***, *On a new organ of sound in Lepidoptera Sillim. Amer. Journ., Ser. 2a Vol. 5 (1848), p. 435.*
65. — *Découverte d'un organe de stridulation dans une Orthosia. Ann. de la Soc. entomol. France. Sér. 3a T. 7 (1859), p. 43.*
66. ***Haller, G.***, *Ueber einige bis jetzt weniger bekannte Tonapparate der Insekten. Der zool. Garten, Frankfurt a. M. 1874, p. 106.*
67. ***Hampson, G. F.***, *On stridulation in certain Lepidoptera and on the distorsion of the hind wings in the males of certain Ommatophorinae. Proc. Zool. Soc. London, Vol. 2 (1892), p. 188.*
68. — *Organ of stridulation in Gandaritis flavata Moore and Cidaria lobata. Transact. Entomol. Soc. London, 1894, p. XIII; Entomol. monthly Magaz., Ser. 2 Vol. 5, p. 117; The Zoologist, Ser. 3 Vol. 18, p. 196.*
69. ***Handlirsch, A.***, *Zur Kenntnis der Stridulationsorgane bei den Rhynchoten. Ann. d. Naturhist. Hofmus. Wien, Bd. 15, (1900), 2, p. 127.*
70. — *Neue Beiträge zur Kenntnis der Stridulationsorgane bei den Rhynchoten. Verhandl. d. Zool.-bot. Ges. Wien, Bd. 50 (1901), p. 555.*
71. ***Hartmann***, *s. Darwin.*
72. ***Hasselt, A. W. M.***, *Studien over de klank-organen, den zang en den schreeuw der Zikaden. Tijdschr. f. Entomol., Bd. 25, p. 179.*
73. ***Hewitson, W.***, *Sound produced by the Peacock Butterfly (Vanessa Io). Transact. Entomol. Soc. London, Ser. 2 Vol. 4 (1856), p. 2.*
74. ***van der Hoeven, J.***, *Handbuch der Zoologie.*
75. — *Quelques mots sur le cri que fait entendre le Sphinx Atropos. Tijdschr. f. Entomol. Nederl. Vereen., T. 2 (1859), Stuk 4, p. 117.*
76. ***Hoffer, Ed.***, *Die Hummeln Steiermarks. Ref. i. d. Ins.-Börse, 1896, p. 213.*
77. ***Imhoff, L.***, *Bau der Stimmorgane, namentlich bei den Gattungen Locusta und Gryllus. Ber. üb. d. Verhandl. d. Naturforsch. Ges. in Basel, Bd. 2 (1836), p. 6.*
78. ***Janet, Ch.***, *Note sur la production des sons chez les fourmis et sur les organs qui les produisent. Ann. de la Soc. entomol. de France, T. 62 (1893), p. 159.*
79. — *Études sur le fourmis. 6ᵉ note. Sur l'appareil de stridulation de Myrmica rubra L. Ebenda, T. 63 (1894), p. 109.*
80. — *Production de sons de stridulation par les fourmis. Ebenda, T. 63 (1895), p. 691. (Hier Literatur über tönende Schmetterlinge.)*
81. ***Japha***, *Schriften d. Phys.-ökon. Ges., 1905, p. 132.*
82. ***Kirby*** *and* ***Spence***, *Introduction to Entomology, Vol. 2 (1817), London, p. 375.*
83. ***Kirkaldy, G. W.***, *The stridulation of Corixa. The Entomologist, Vol. 34, p. 9.*
84. — *The stridulating organs of Waterbug (Rhynchota), especially of Corixidae. Journ. Quekett. Micr. Club, Ser. 2 Vol. 8 (1901), p. 33.*
85. ***Kleemann***, *Insektenbelustigung, Bd. 4.*
86. ***Kolessati, F.***, *Ueber den Flugton bei Dipteren. Lotos, Bd. 5 (1855), p. 76.*
87. ***Krancher, O.***, *Die Töne der Flügelschwingungen unserer Honigbiene. Deutsch. Bienenfreund, Jahrg. 18 (1882), p. 197.*
88. — *Contribution to the knowledge of sonifaction in insects. Psyche, Vol. 3 (1882), p. 363.*
89. ***Krauss, Fr.***, *Beobachtung über das Zirpen der Höhlenheuschrecke Troglophilus cavicola Koll. Verhandl. d. Zool.-bot. Ges. Wien, Jahrg. 33 (1883), p. 15.*
90. ***Krausse-Heldrungen***, *Zool. Anz., Bd. 35 (1910), p. 523.*
91. ***Kreidl, A.***, *und* ***Regen, J.***, *Physiologische Untersuchungen über Tierstimmen. Mitteil. 1: Stridulation von Gryllus campestris. Sitz.-ber. Wien. Akad., Math.-naturwiss. Kl., Abt. 3, Bd. 114 (1905), p. 57.*
92. ***Laboulbène***, *Sur l'organe musical de la Chelonia pudica. Ann. de la Soc. entomol. de France, Sér. 4 T. 9 (1864), p. 689.*
93. — *Observations sur le bruit particulier au cri du Sphinx Atropos. Ann. de Sc. nat., Sér. 5 T. 3 (1874).*
94. ***Laguna, M. A.***, *Sobre la estridulacion de algunos insectos. Soc. Arag. de Sc. nat., T. 2 (1902), p. 55.*
95. ***Landois, H.***, *Die Ton- und Stimmapparate der Insekten. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 17 (1867).*
96. — *Ueber ein dem sogenannten Tonapparat der Zikaden analoges Organ bei den hiesigen Grylliden. Ebenda, Bd. 22 (1872).*
97. — *Tierstimmen, Freiburg i. B. 1874.*
98. — *Stridulationsapparat bei Rüsselkäfern. Entomol. Nachr., Jahrg. 11 (1885), p. 221.*
99. ***Latreille, P.***, *De l'organe musical des criquets et des truxales, et de sa comparaison avec celui des mâles des cigales. Mém. du Mus. Hist. nat., T. 8 (1822), p. 169.*

100. ***Lenz, W.***, *Lautäußerungen der Kyfer. II. Tonapparate der Geradflügler oder Helmkerfe, Essen a. d. Ruhr 1900.*
101. ***Lepori, C.***, *Nuove ricerche anatomiche e fisiologiche sopra l'organo sonoro delle cicale. Bull. Soc. entomol. ital., Vol. 1 (1869), p. 221.*
102. ***Lespé*** *s. Landois.*
103. ***Lewis, R. T.***, *On the stridulating organs of Cystocoelia immaculata. Journ. Quekett. Micr. Club, Vol. 4 (1891), p. 243.*
104. — *Note on a stridulating organ in a South African ant. Ebenda, Ser. 2 Vol. 6 (1896), p. 271.*
105. ***Lucas, A. H. S.***, *Sound organs of the green cicada. Trans. Proc. Roy. Soc. Victoria, Vol. 23 (1886), p. 61.*
106. ***Marey***, *Mémoires sur le vol des insectes et des oiseaux. Ann. d. Sc. nat., Zool., Sér. 5 T. 12, p. 49.*
107. — *La machine animale, Paris 1873.*
108. ***Marshall, T.***, *Cause of sound emitted by Cychrus rostratus. Entomol. Magaz., Vol. 1 (1833), p. 213.*
109. ***Mayer, P.***, *Der Tonapparat der Zikaden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 28 (1877), p. 79.*
110. ***Medici, M.***, *Osservazioni anatomiche e fisiologiche intorno l'apparecchio sonoro della cicala. N. Ann. delle Sc. nat. di Bologna, Ser. 2a Vol. 8 (1847), p. 139.*
111. ***Meigen***, *Systematische Beschreibung der europäischen Schmetterlinge, Leipzig und Aachen 1830.*
112. ***Mercet, R. G.***, *Sobre la emisión de sonidos por las „mutilas". Soc. Españ. Hist. Nat., 1902, p. 309.*
113. ***Middlemiss, C. S.***, *Sound-producing apparatus of the cicadas. Nature, Vol. 33 (1886), p. 582.*
114. ***Morgan, C. Lloyd***, *On the sound-producing apparatus of the cicadas. Nature, Vol. 33 (1886), p. 368.*
115. ***Morley, Cl.***, *Field notes on stridulation. Entomol. month. Magaz., 1902, p. 249.*
116. ***Morse, A. P.***, *Some notes on Locust stridulation. Journ. N. York Entomol. Soc., Vol. 4, p. 16.*
117. ***Nichols, A. R.***, *The stridulation of Corixa. The Irish Naturalist, Vol. 4, p. 89.*
118. ***v. Nordmann, A.***, *Mémoire sur la découverte de l'organe de cri dans le papillon à tête de mort. Bull. Acad. Pétersb., T. 3 (1838), p. 164.*
119. ***Paris, E.***, *Note sur le cri de Sphinx Atropos. Ann. Soc. ent. France, Sér. 2a T. 4 (1846), p. 96.*
120. ***Passerini***, *Osservazioni sopra la Sphinx Atropos o farfalla a testa di morto, Pisa 1828.*
121. ***Patton, W. H.***, *On the spiracles of Coleoptera and on the sound produced by Polyphylla. Psyche, Vol. 2 (1880), p. 278.*
122. — *Sound producing organs in Anomala, Anthonomus and other Coleoptera. Ebenda, Vol. 4 (1884), p. 146.*
123. ***Pocock, R. J.***, *The stridulating organ in the Egyptian Beetle Graphipterus variegatus. Ann. Magaz. Nat. Hist., Ser. 7 Vol. 10 (1902), p. 154.*
124. ***Pontedera, J.***, *De Cicada in epistola ad Sherardum. Comp. tabular. botan. Patavii, T. 4 (1718), p. 14.*
125. ***Prehn***, *Ueber den Geschlechtsdimorphismus der Schmetterlinge. Ins.-Börse, 1897, p. 27 u. 33.*
126. ***Prideaux, R. M.***, *Stridulation of mals of Macrothylacia rubi. Entomol. Record, Vol. 13, p. 224.*
127. ***Prochnow, O.***, *Die Lautapparate der Insekten, Berlin 1908.*
128. ***Ratzeburg***, *Forstinsekten.*
129. ***Ray, J.***, *Methodus insectorum seu insecta in methodum aliqualem digesta, London 1705.*
130. ***Réaumur***, *Mémoire pour servir à l'histoire des insectes, Amsterdam 1741.*
131. ***Redlich, H.***, *Acherontia atropos und seine Stimme. Entomol. Ztschr., 1889/90, p. 130.*
132. ***Reeker, H.***, *Die Tonapparate der Dytiscidae. Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 57, Bd. 1 (1891), p. 105.*
133. — *Tonapparat des Forstbockes (Prionus). 22. Jahresber. Westfäl. Prov.-Ver., p. 16.*
134. ***Regen, J.***, *Neue Beobachtungen über die Stridulationsorgane der saltatoren Orthopteren. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. 14 (1903), p. 359.*
135. ***Reiche, L.***, *Note sur les propriétés lumineuses de Pyrophorus Nyctophanes et sur le bruit fait par les Passalus (Oecodoma) cephalotes. Ann. Soc. entomol. France, Sér. 2a T. 2 (1844), p. 63.*

136. **Reuter, O. M.**, *On sounds produced by Lepidoptera. Entomol. monthly Magaz., Vol. 13 (1877), p. 229.*
137. **Riley, C. V.**, *Probable sounds organs in Sphingid Pupae. Amer. Nat., Vol. 16 (1882), p. 745.*
138. — *The songs notes of the periodical cicada. Proc. Amer. Assoc. Adv. Sc., Vol. 34 (1885), p. 330; Kansas City Rev., Oct. 1885, p. 173.*
139. **Rösel v. Rosenhof, A. J.**, *Insektenbelustigung, Nürnberg, 1. Teil 1746, 2. Teil 1749.*
140. **Rudow**, *Die Töne, welche Insekten hervorbringen. Ins.-Börse, 1896, p. 79.*
141. **Ritsema, B. J.**, *Die muziekorganer van Ephippigera vitium Serv. Tijdschr. v. Entomol., Bd. 22 (1879) p. 210.*
142. **Robertson, J.**, *The stridulation of Corixa. The Irish Naturalist, Vol. 4, p. 319.*
143. **de Rochebrune**, *Observations sur le cri du Sphinx Atropos ou tête de mort. Act. Soc. Linn. Bordeaux, T. 5 (1832), p. 120.*
144. **Schmidt, W.**, *Ueber die Töne, welche Pelobius Hermanni hören läßt. Stett. Entomol. Ztschr., Bd. 1 (1840), p. 35.*
145. **Schwarz, E. A.**, *Stridulation in Harpalus caliginosus. Proceed. Entomol. Soc. Washington, Vol. 1 (1888), p. 77.*
146. **Scudder, S. H.**, *Notes on the stridulation of grasshoppers. Proceed. Bost. Soc. Nat. Hist., Vol. 11 (1868), p. 306, 316.*
147. — *The songs of the grasshoppers. Amer. Nat. Vol. 2 (1868), p. 113.*
148. **Sharp, D.**, *On stridulation in ants. Trans. Entomol. Soc. London, 1893, Part 2, p. 199.*
149. — *On the stridulatory organ of Trox. Entomol. monthly Magaz., Ser. 2 Vol. 8 (33) (1897), p. 206.*
150. **Shaw**, *Nat. Misc., Vol. 2, p. 104; Philosoph. Transact., Vol. 33, p. 159.*
151. **v. Siebold**, *Ueber das Stimm- und Gehörorgan der Orthopteren. Wiegm. Arch., Bd. 10 (1844), p. 52.*
152. **Simonot-Revol**, *De la phonation chez la Mantis religiosa. Revue Entomol., T. 10, p. 11, 128.*
153. **Smeathman**, *Philosoph. Transact., Vol. 71.*
154. **Smith** *s. Darwin.*
155. **Stainton, H. T.**, *Sounds produced by butterflys of the genus Vanessa. Ent. Month. Mag., Vol. 25 (1889), p. 268.*
156. **Streiff, R. N.**, *Ueber das „unpaare Organ" der Dipterenfamiliae der Conopidae. Ztschr. f. wiss. Zool., 1906, p. 65.*
157. **Swinton, A. H.**, *Sound produced in Ageronia by a modification of the hook and bristle of the wings. Ent. Month. Mag., 1877.*
158. — *On the stridulation of Acherontia Atropos. Ebenda, Vol. 17 (1881), p. 238.*
159. — *Stridulation in Vanessa Antiopa. Insect Life Washington, Vol. 1 (1889) p. 307.*
160. **Targioni-Tozzetti, A.**, *Annuario scientifico ed industriale. Anno 4 (1867), p. 164.*
161. **Thompson, C. G.**, *Nagra anmarkninger ofver arterna of släglet Carabus. Thompsons opusc. entomol., Vol. 7 (1857).*
162. **Thwaites, G.**, *Note upon the crepitation of Cerapterus Westermannii. Trans. Ent. Soc. Lond., Ser. 2 Vol. 2 (1852), p. 22.*
163. **Vallot, J.**, *Sur le cri du Sphinx Atropos. Instit., T. 2 (1834), No. 34, p. 7.*
164. **Verhoeff, K. W.**, *Ueber die zusammengesetzte Zirpvorrichtung von Geotrupes. Sitz.-ber. d. Ges. naturf. Freunde Berlin, 1902, p. 149.*
165. **Wagner, R.**, *Müllers Arch., 1836.*
166. **Walker, C. M.**, *The sound producing organs of Lema trilineata. Ent. News, Vol. 10 (1899), p. 58.*
167. **Wasmann, G.**, *Lautäußerungen der Ameisen. Biol. Ctbl., Bd. 13 (1893), p. 39.*
168. **v. Westmaas, A.**, *Quelques observations sur le cri que fait entendre Spinx Atropos. Tijdschr. Entom. Nederl. Vereen., Bd. 3 (1860), p. 120.*
169. **Westwood**, *Note about the ticking of Anobium. Magaz. of Nat. Hist., Ser. 1 Vol. 7 (1834).*
170. **Westring, N.**, *Bidrag till historien om insekternas stridulations organer. Kröyer Tidsskr., Bd. 2 (1846), p. 331; Edinburgh month. Magaz., 1869.*
171. **White, F.**, *Observations sur l'armure génitale de plusieurs espèces françaises de Lygaenidae. Ann. Soc. entomol de France, T. 8 (1879), p. 467.*
172. **Will, F.**, *Der Stridulationsapparat der Cryptorhynchus lapathi. Ent. Nachr., Jahrg. 11 (1885), p. 179.*
173. **Yersin, A.**, *Mémoire sur la stridulation des Orthoptères. Bull. Soc. Vaudoise Sc. nat., 1855.*

II. Die Erzeugung von Lauten bei Wirbeltieren.

Das wichtigste Organ für die Produktion von Lauten ist bei den Wirbeltieren der Respirationsapparat, an dessen Ende ein besonderes Organ in Form einer Pfeife mit membranöser Zunge, der Kehlkopf, sich befindet. Er fehlt nur den Fischen.

Die Physiologie des Kehlkopfes ist am eingehendsten für den Menschen studiert. In den folgenden Werken findet sich eine eingehende Darstellung der Stimmphysiologie des Menschen, während in denselben über die Stimme der Tiere nur ganz kurz (in den mit * bezeichneten) oder gar nicht berichtet wird.

Zusammenfassende Darstellungen.

1. *Müller, Johannes, *Von der Stimme und Sprache. Handb. d. Physiol. d. Menschen, Bd. 2 (1840), p. 133—245.*
2. *Harless, E., *Stimme. Wagners Handwörterb. d. Physiol., Bd. 4 (1853).*
3. **Merkel, C. L.**, *Anatomie und Physiologie des menschlichen Stimm- und Sprachorgans (Anthropophonik), 1857.*
4. **Brücke, E.**, *Grundzüge der Physiologie und Systematik der Sprachlaute, 1856.*
5. **Fournié, E.**, *Physiologie de la voix et de la parole, 1865.*
6. **Sievers, E.**, *Grundzüge der Lautphysiologie, 1876.*
7. *Milne-Edwards, H., *Voix in Leçons sur la physiologie et anatomie comparée, T. 12, (1876/77).*
8. *Grützner, P., *Physiologie der Stimme und Sprache. Hermanns Handb. d. Physiol., Bd. 1 (1879), Teil 2, p. 1—236.*
9. **Ewald, J. R.**, *Die Physiologie des Kehlkopfes und der Luftröhre, Stimmbildung. P. Heymanns Handb. d. Laryngol. u. Rhinol., Bd. 1 (1898).*
10. **Grützner, P.**, *Stimme und Sprache. Ergebn. d. Physiol., 1902, Abt. 2, p. 466—502.*
11. **Rousselot, P. J.**, *Principes de phonétique expérimentale, T. 1 (1897); T. 2 (1901—1908).*
12. **Scripture, E. W.**, *Researches in experimental phonetics, Washington 1906.*
13. **Nagel, W. A.**, *Physiologie der Stimmwerkzeuge. Nagels Handb. d. Physiol., Bd. 4 (1909), p. 691—792.*
14. **Gutzmann, H.**, *Physiologie der Stimme und Sprache, 1909.*
15. *Barth, E., *Einführung in die Physiologie, Pathologie und Hygiene der menschlichen Stimme, 1911.*

Die Literatur ist seit 1856 und wird fortlaufend im Zusammenhange referiert im Jahresbericht über die Fortschritte der Physiologie, seit 1875 im Zoologischen Jahresbericht (herausgegeben von der Zoologischen Station in Neapel), ferner in der Bibliographia phonetica seit 1906 (herausgegeben von Panconcelli-Calzia).

Von den Stimmapparaten der Wirbeltiere sind die Säuger, Vögel und Fische in physiologischer Hinsicht am besten untersucht, die Amphibien und Reptilien so gut wie gar nicht, wohl aber ist die Anatomie der Stimmorgane dieser Tiere Gegenstand sehr eingehender Studien gewesen.

A. Stimmapparat der Säuger.

Der Stimmapparat der Säugetiere gleicht im Prinzip einer Pfeife mit membranöser Zunge. Für ihr Tönen kommen drei Vorrichtungen in Betracht, der Blasebalg, die Zunge, das Ansatzrohr. Den Blasebalg stellt bei den Säugetieren die Lunge dar, die Zunge sind die paarigen Stimmbänder im Kehlkopf, das Ansatzrohr sind die lufthaltigen Teile des Halses und Kopfes, die nach außen von den Stimmbändern liegen.

Nach dem Bau des Kehlkopfes unterscheidet Milne Edwards vier Typen von Kehlköpfen: 1) Typus aglotticus, 2) T. glotticus simplex, 3) T. glotticus compositus, 4) Typus cavernosus.

Der Typus aglotticus ist durch das vollständige Fehlen der Stimmbänder, sowohl der wahren wie der falschen, gekennzeichnet. Er findet sich bei den Walen, den Delphinen, dem Stachelschwein. Rudimentär sind die Stimmbänder beim Känguruh und bei anderen Marsupialiern.

Den Typus glotticus simplex zeigen Elefant, Hammel, Rind und andere Herbivoren, ferner *Orycteropus* und *Myrmecophaga*. Diese Tiere haben Stimmbänder, ihnen fehlen aber die Morgagnischen Taschen und die falschen Stimmbänder. Den Uebergang zum nächsten Typus bilden Kaninchen uud Hase, denen nur die falschen Stimmbänder, aber nicht die Morgagnischen Taschen fehlen.

Das Vorhandensein von wahren Stimmbändern, falschen Stimmbändern und zwischenliegenden Morgagnischen Taschen zeichnet den Typus glotticus compositus aus. Ihn zeigen vor allem der Mensch, ferner alle nägeltragenden Säuger, die meisten Fleischfresser, Kamel, Lama, Aguti, die Chiropteren, mehrere Marsupialier und Monotremen.

Bei dem Typus cavernosus des Kehlkopfes entspringen schon im Kehlkopf taschenförmige Anhänge, deren Mündung in der Regel paarig ist und in den Morgagnischen Taschen liegt. Die Taschen können aber auch unpaarig in der Mediane entweder in der supraglottischen Gegend oder zwischen Zungenbein und Epiglottis aus dem Larynx hervorgehen. Bei demselben Tiere können beide Arten von Ausstülpungen vorkommen. Außerdem findet man Anhänge an der Luftröhre und am unteren Teile des Schlundes.

Solche Einrichtungen findet man bei Affen, in besonderem Maße bei Brüllaffen, bei denen der eine der Säcke im Zungenbein liegt, das bei diesen Tieren Glockenform hat und hohl ist. Beim Orang-Utan bedecken die Luftsäcke Hals und Brust, ja sie reichen bis in die Achselhöhlen. Außer bei den Affen findet man Luftsinus am Kehlkopfe vom Dachs, Marder, Murmeltier, Meerschwein, Schwein, Rhinozeros, bei vielen Marsupialiern, Balanopteren.

Zwischen den einzelnen Typen kommen Uebergänge vor.

Die anatomischen Unterschiede in den stimmbildenden Vorrichtungen der Säugetiere sind gering, so daß der menschliche Kehlkopf, dessen Bau und Tätigkeit am eingehendsten untersucht ist, als Paradigma angesehen werden kann. Daß trotz der geringen anatomischen Unterschiede die Leistungen des Stimmapparates so verschieden sind, hat seinen Grund in der Art, wie dieser gebraucht wird. Der größeren Intelligenz des Menschen entsprechend, finden wir auch im Stimmapparat bei ihm die höchsten Leistungen. Daß die Fähigkeit, zu artikulieren wie der Mensch, auch anderen Geschöpfen innewohnen kann, das zeigen besonders die sprechenden Vögel. Aber auch in der Säugetierreihe ist in der neueren Zeit beim Hunde die Bildung von Worten beobachtet worden.

a) Innervation des Kehlkopfes.

1. Periphere Innervation.

Die Innervation des Kehlkopfes scheint bei den verschiedenen Säugetieren sehr verschieden zu sein und selbst für die gleiche Art nicht bei allen Individuen gleich. Folgende Grundzüge sind bei allen Säugetieren gleich.

Der Kehlkopf wird von zwei Nerven versorgt, dem Laryngeus superior und inferior s. recurrens. Der Recurrens innerviert die Muskulatur des Kehlkopfes mit Ausnahme der Cricothyreoidei. Diese werden vom Laryngeus superior versorgt. Die sensible Innervation geschieht vom Laryngeus superior.

Zwischen Superior und Recurrens kommen Anastomosen vor, beim Hunde findet sich häufig, aber nicht regelmäßig ein N. laryngeus medius (Exner, 38—44; Katzenstein, 78—80).

Der Recurrens hat seinen Namen daher, daß er nach Umschlingung des Aortenbogens bzw. der Art. subclavia zum Kehlkopf geht. Bei Tieren mit sehr langem Halse, wie z. B. dem Lama, findet sich diese Umschlingung nicht (v. Schumacher, 182).

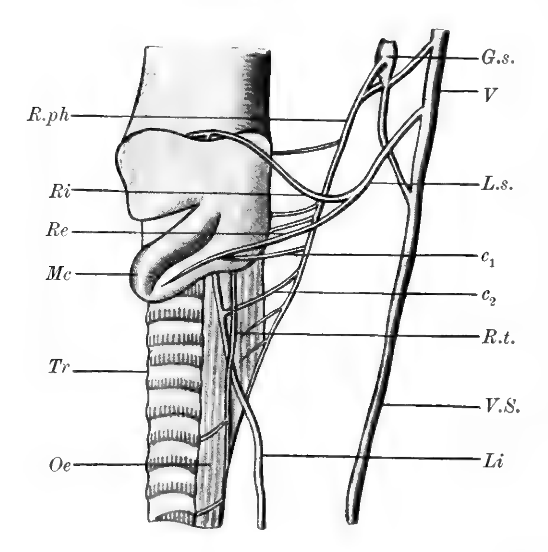


Fig. 10. Kehlkopfnerven des Hundes. (Nach Onodi.) *G.s.* Oberes Halsganglion des Sympathicus, *V* Vagus, *L.s.* Nerv. laryngeus superior, *Rph* Ramus pharyngeus vagi, *Ri* Ramus internus nerv. laryng. sup., *Re* Ramus externus nerv. laryng. sup., c_1 Verbindung zwischen Ramus pharyngeus vagi und Ramus externus nerv. laryng. sup., c_2 Verbindung zwischen dem Ramus pharyngeus vagi und dem Laryngeus inferior, *Rt* Ramus trachealis nerv. laryng. sup., *V.S.* Vagosympathicus, *Li* Laryngeus inferior., *Mc* Musculus cricothyreoideus, *Tr* Trachea, *Oe* Oesophagus.

Ueber den Verlauf der Kehlkopfnerven beim Hunde und beim Menschen geben die folgenden Figuren Aufschluß:

Die oben geschriebenen Sätze über die Funktion der beiden Kehlkopfnerven finden ihre Bestätigung in Durchschneidungs- und Reizungsversuchen. Ausschaltung des Laryngeus superior vernichtet die Sensibilität des Larynx, was sich ohne weiteres in dem Verschwinden der Reflexe von der Kehlkopfschleimhaut zeigt. Außerdem wird die Stimme rauh, was seinen Grund in der Lähmung des Cricothyreoideus hat. Ausschaltung des Recurrens hebt die Bewegungen der Stimmbänder auf[1]).

Für den Laryngeus superior verlaufen die motorischen Fasern im

1) Dieses Verhalten beobachtete v. Narratil (141) bei Hunden immer.

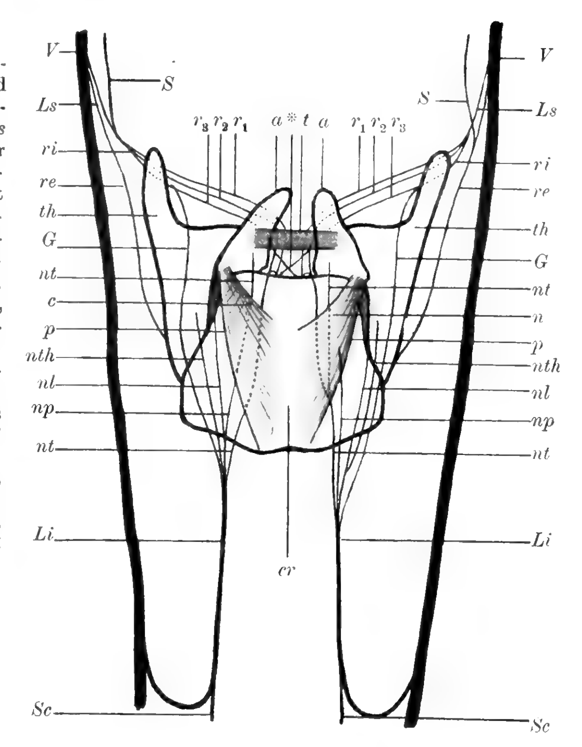


Fig. 11. Verlauf und Anordnung der motorischen und sensiblen Nerven des menschlichen Kehlkopfes: *V* Vagus, *Ls* oberer Kehlkopfnerv, *ri* der innere Zweig des oberen Kehlkopfnerven, *S* Verbindung mit dem sympathischen Nervensystem, r_1 r_2 r_3 Schleimhautzweige des oberen Kehlkopfnerven, *G* Galenische Schlinge, * Kreuzung der sensiblen Fasern, *th* Schildknorpel, *a* Gießkannenknorpel, *cr* Ringknorpel, *l* Musculus cricoarytaenoideus lateralis, *p* Musculus cricoarytaenoideus posticus, *t* Musculus arytaenoideus transversus, *Li* unterer Kehlkopfnerv, *nt* Nerv des Musculus arytaenoideus transversus, *c* Verbindungszweig, *np* Nerv des Musculus cricoarytaenoideus posticus, *nl* Nerv des Musculus cricoarytaenoideus lateralis, *nth* Nerv des Musculus thyreoarytaenoideus, *Sc* Verbindung mit dem Sympathicus und mit den Herznerven. (Nach Onodi.)

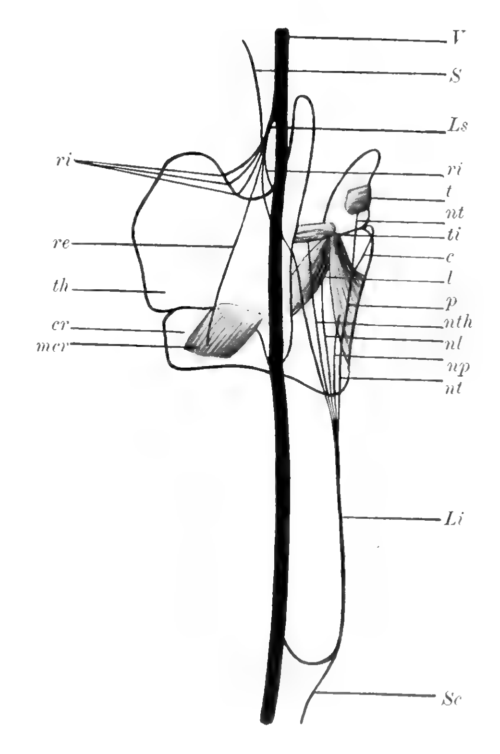


Fig. 12. Verlauf und Anordnung der motorischen und sensiblen Nerven des menschlichen Kehlkopfes: *V* Vagus, *Ls* oberer Kehlkopfnerv, *ri* der innere Zweig des oberen Kehlkopfnerven, *re* der äußere Zweig des oberen Kehlkopfnerven, *S* Verbindung mit dem sympathischen Nervensystem, r_1 r_2 r_3 Schleimhautzweige des oberen Kehlkopfnerven, *th* Schildknorpel, *cr* Ringknorpel, *l* Musculus cricoarytaenoideus lateralis, *p* Musculus cricoarytaenoideus posticus, *t* Musculus arytaenoideus transversus, *Li* unterer Kehlkopfnerv, *nt* Nerv des Musculus arytaenoideus transversus, *c* Verbindungszweig, *np* Nerv des Musculus cricoarytaenoideus posticus, *nl* Nerv des Musculus cricoarytaenoideus lateralis, *nth* Nerv des Musculus thyreoarytaenoideus, *Sc* Verbindung mit dem Sympathicus und mit den Herznerven, *ti* Musculus thyreoarytaenoideus, *mcr* Musculus cricothyreoideus. (Nach Onodi.)

Ramus externus. Das ist von Longet (111) und Schmidt (175, 176) am Hunde bewiesen worden. Auch isolierte Lähmungen dieser Nerven, die am Menschen beobachtet worden sind, bestätigen dieses Resultat (Riegel, 164). Reizung des Nerven bewirkt Kontraktion des Cricothyreoideus.

Die Innervationsverhältnisse des Laryngeus superior sind bei verschiedenen Tieren verschieden. Das hat seinen Grund darin, daß außer dem Superior und dem Recurrens noch ein dritter Nerv vorkommt, der den Kehlkopf innerviert, der N. laryngeus medius. Dieser Nerv innerviert bei einer Reihe von Tieren den Cricothyreoideus. Doch ist dieses kein regelmäßiger Befund. Es ist eine derartige Innervation beobachtet worden bei Kaninchen, Hunden, Katzen, Affen (Exner, 38—44; Simanowski, 190, 191; Katzenstein, 78—80; H. Munk, 136—138; Onodi, 147; Livon, 108, 109). Beim Pferde scheint meistens die Innervation der Cricothyreoidei nicht vom Laryngeus superior bewirkt zu werden (Breisacher und Gützlaff, 10; Exner, 38—44; Pineles, 154, 155; Munk, 136—138; Möller, 127—129). Der häufig vorkommende Ramus communicans zwischen Laryngeus sup. und inf. ist nach Howell und Huber (67) ein sensibler Nerv; denn Reizung seines oberen Endes erzeugt Blutdruckanstieg und Atemhemmung, Reizung des unteren Endes dagegen ist ohne Wirkung.

Durch diese anatomischen Verhältnisse, die vielfache Variationen auch bei derselben Tierart zeigen, ist es begreiflich, daß Durchschneidungen des Laryngeus superior nicht immer den gleichen Effekt haben. Hierauf ist die Aufmerksamkeit besonders durch Untersuchungen von Exner und seiner Schule gelenkt worden. Exner (43, 44) beobachtete, daß nach Durchschneidung des Superior beim Pferde die vom Recurrens innervierten Muskeln degenerieren, ein Befund, den Möller bestätigte. Ferner sah er eine Lähmung der Kehlkopfmuskulatur nach der Durchschneidung. Dagegen degenerierte in Versuchen von Mandelstamm (115) der M. cricothyreoideus. H. Munk (136—138) und Breisacher (10) stellten dieselben Versuche an, fanden aber keine Atrophie der Kehlkopfmuskeln. Der erstere Autor konnte zusammen mit Gützlaff (10) auch keine Lähmung konstatieren. Von Exner ist die streitige Frage schließlich dahin aufgeklärt worden, daß die beschriebenen Atrophien und Lähmungen zweifellos beobachtet werden können, aber nicht regelmäßig. Die Lähmung ist nach Exner eine Folge des Ausfalles der sensiblen Erregungen, die vom Laryngeus superior herrühren. Daß die Kehlkopfmuskeln durch solche Erregungen in Tätigkeit gesetzt werden können, zeigt sich bei künstlicher Reizung des zentralen Superiorstumpfes. Die Glottis schließt sich dabei. Analoge Erscheinungen sind auch anderweitig beobachtet worden (Lähmung der Oberlippe des Pferdes nach Durchschneidung ihrer sensiblen Nerven). Die Atrophie sieht Exner als Inaktivitätsatrophie an; sie ist nach Untersuchungen von Pineles ganz verschieden von der Degeneration, die nach Ausrottung des Recurrens eintritt.

Daß nicht immer die Lähmung und Atrophie eintritt, hat wohl seinen Grund in individuellen Verschiedenheiten in der Kehlkopfinnervation. Vielleicht spielt hierbei eine Rolle das Uebergreifen des Versorgungsgebietes des einen Nerven auf die andere Seite. Da in den Versuchen der Kontrolle wegen nur der Nerv einer Seite durch-

schnitten war, könnten eventuelle Unregelmäßigkeiten in der Ausbreitung des Nerven auf die Gegenseite sehr wohl der Grund für die verschiedenen Ergebnisse der Beobachtung sein.

Ueber die Resultate der Durchschneidung beider Recurrentes liegt eine ausgedehnte Literatur vor. Bei erwachsenen Tieren hat diese Operation keine Wirkungen, die das Leben direkt gefährden. Wie bereits gesagt, ist die gesamte Kehlkopfmuskulatur mit Ausnahme der Cricothyreoidei danach gelähmt. Bei jungen Tieren kann diese Lähmung den Erstickungstod zur Folge haben. LEGALLOIS (103) hat das zuerst bei jungen Hunden beobachtet. Aehnlich verhalten sich junge Katzen, vor allem aber Pferde, wie GÜNTHER (58) gefunden hat.

Die Ursache des Erstickungstodes liegt in der Enge der Stimmritze, die nach der Operation dieselbe Weite wie in der Leiche hat (MASINI, 119, 120). Für gesteigertes Atembedürfnis reicht diese Weite nicht aus, so daß bei stärkeren körperlichen Anstrengungen auch erwachsene Tiere zugrunde gehen können. Bei jungen Tieren kommt zu der mangelhaften Weite der Stimmritze noch die große Nachgiebigkeit des Kehlkopfes, die zur Folge haben kann, daß bei starker Inspiration der Kehlkopf wie ein Ventil zusammenklappt. Die Cricothyreoidei, die ja bei Resektion der Recurrentes nicht mitgelähmt werden, können die Stimmritze durch ihre Kontraktion bei der Inspiration noch mehr verengern, so daß also für die Atmung durch die Recurrensausschaltung eine ganze Reihe schädlicher Momente geschaffen wird.

Resektionen einzelner Zweige des Recurrens hat MASINI (119, 120) ausgeführt. Er gibt an, daß die Durchschneidung der Zweige für den Cricoaryt. post. Phonationsstellung des Stimmbandes zur Folge habe.

Die Frage, ob der N. recurrens rein motorisch ist oder ob er auch sensible Fasern führt, ist nicht von allen Autoren gleich beantwortet worden. Von einer Reihe von Autoren [1]) wird angegeben, daß der Nerv ausschließlich motorische Fasern führe, von anderen [2]) hingegen, daß in ihm sowohl motorische als auch sensible Fasern vorkämen.

Beim Hunde hat der Recurrens nach RETHI (157—162) sensible Fasern, die aus dem Ramus communicans stammen. Resektion dieser hebt die reflektorischen Reizeffekte vom Recurrens auf. KATZENSTEIN (77—80), P. SCHULTZ und DORENDORFF (33) konnten zeigen, daß bei Kaninchen, Katzen, Ziegen und Affen der Recurrens sensible Fasern enthält. Sie stellten dies durch die Wirkung der Reizung seines zentralen Endes auf den Blutdruck fest. Die Blutdrucksteigerung kann beim Hunde und bei der Ziege nur vom oberen Teile des Nerven ausgelöst werden; sie verschwindet nach Resektion des Laryngeus superior oder des N. communicans. Dieser Ast hat nach STUDER (192) beim Hunde nur zentripetale Fasern, die vom Laryngeus superior zum Recurrens ziehen, ihn aber bald wieder verlassen (RÉTHI, 157—162).

Die motorischen Nervenfasern des Kehlkopfes scheinen nicht alle gleichwertig zu sein. Wie GRÜTZNER (56) beobachtet hat, bewirkt Reizung des Halsvagus mit Induktionsströmen bei Kaninchen in

1) SEMON und HORSLEY (186—188), BURGER (18, 19), LUC (112), GROSSMANN (53—55), ONODI (147, 148, 152), M. SCHMIDT (176).

2) VALENTIN (204), LONGET (111), ROSENTHAL (167), BURKHARDT (20, 21), KRAUSE (93, 94), MASINI (120), LÜSCHER (113), TRIFILETTI (203), KOKIN (92), SCHRÖTTER (180), RÉTHI (157—162), KATZENSTEIN (77—81).

schwacher Aethernarkose mit zunehmender Reizstärke zuerst Verengerung der Glottis, danach Erweiterung, schließlich bei sehr starker Reizung wieder Verengerung. Grützner hat daraus geschlossen, daß die Verengerer reizbarer sind als die Erweiterer der Glottis. Die Grütznerschen Versuche sind von Simanowski (190), Hooper (65, 66), Livon (108), Burger (18, 19), Neumann (142, 143) und Russel (171) erweitert worden. Hooper hat gefunden, daß bei Hunden in schwacher Aethernarkose durch schwache Reize Erweiterung der Stimmritze, durch mittelstarke Reize bald Erweiterung bald Verengerung, durch starke Reize Schließung der Stimmritze erzeugt wird. Bei den meisten Tieren, mit Ausnahme der Katze, fand er bei Reizung des Recurrens in mäßiger Narkose Schließung der Stimmritze. Auf den Effekt hat nach Beobachtungen von Hooper auch der Grad der Narkose Einfluß. Bei stark narkotisierten Hunden ergab Reizung des Recurrens Erweiterung, bei schwach narkotisierten Verengerung der Stimmritze.

Außer der Reizstärke und dem Grade der Narkose hat noch die zeitliche Folge der Reize einen Einfluß. Beim normalen Tier erzeugen schwache Reize bei langsamer Folge Oeffnung, bei schneller Folge Schließung der Stimmritze. Starke Reize erzeugen stets Schließung der Stimmritze. Neumann hat Hoopers Angaben bestätigt. Auch haben Livon und Burger dasselbe beobachtet. Russell hat die erweiternden und verengernden Nerven im Recurrens getrennt. Leider finden sich keine Angaben darüber, wie er das gemacht hat.

Außer diesen Unterschieden in der Wirkung bei wechselnder Reizstärke scheinen auch die Reizeffekte von der Tierart abzuhängen. So fanden Lesbre und Maignon (105, 106) als Effekt der Reizung eines Recurrens auf die Stimmritze des Pferdes: einseitige Verengerung, des Rindes: beiderseitige Verengerung, des Schweines: beiderseitige Verengerung, des Hundes: entweder beiderseitige Verengerung oder einseitige Erweiterung. Wenn die Wirkung beiderseitig ist, so ist die Wirkung auf der Reizseite meistens intensiver. Die Versuche zeigen auch hier, daß an der Versorgung der beiden Seiten des Kehlkopfes jeder Recurrens beteiligt ist.

Auch Schädigungen gegenüber scheinen die verschiedenen motorischen Nervenfasern des Kehlkopfes sich verschieden zu verhalten. Rosenbach (166) hat am Menschen bei einem Falle von beiderseitiger Recurrenslähmung beobachtet, daß zuerst die Erweiterer der Stimmritze, danach die Verengerer von der Lähmung befallen wurden. Lazar (102) hat einen analogen Fall beschrieben. Ganz besonders wurde von Semon (184, 185) auf diese Tatsachen hingewiesen und zwar an der Hand eines großen Materials. Die Beobachtung wird deshalb wohl auch unter dem Namen des Rosenbach-Semonschen Gesetzes beschrieben. Die erste Ausfallserscheinung bei Schädigungen des Recurrens ist die Beschränkung der Auswärtsbewegung der Stimmbänder, die sogenannte Medianstellung der Stimmlippe, wie sie sich nach Lähmung des Cricoarytaenoideus posticus findet. Das Stimmband steht in diesem Stadium in der Ruhe adduziert, das hintere Ende etwa 2 mm von der Medianlinie entfernt. Die Adduktionsbewegung bei der Stimmbildung ist normal. Im zweiten Stadium der Lähmung steht das Stimmband in Adduktionsstellung, folgt aber weder Respirations- noch Phonationsimpulsen (sekundäre Adduktion). Im letzten Stadium, der vollkommenen Lähmung des Recurrens entsprechend, steht das Stimmband in einer Mittelstellung, die etwa der Stellung in der Leiche entspricht.

Man nimmt zur Deutung dieser Erscheinungen an, daß im ersten Stadium der Lähmung nur der Posticus gelähmt sei, im zweiten eine Kontraktur der Adduktoren sich ausbildet, und daß im dritten Stadium alle vom Recurrens versorgten Muskeln gelähmt sind.

Auf die ausgedehnte Literatur über diesen Gegenstand kann hier nicht eingegangen werden.

Verschiedenheiten der Kehlkopfmuskeln zeigen sich auch beim Absterben. Die Angaben über diesen Punkt zeigen aber untereinander keine völlige Uebereinstimmung.

JEANSELME und LERMOYEZ (71) haben an Choleraleichen beobachtet, daß $^3/_4$ Stunden nach dem Tode die Cricoarytaenoidei postici bereits unerregbar gegen Reize, die Thyreoarytaenoidei jedoch noch erregbar waren. Dasselbe haben SEMON und HORSLEY (186—188) an Hunden, Katzen, Kaninchen und Affen beobachtet, die gewaltsam durch verschiedene Mittel getötet wurden. Auch ONODI (148, 152) hat das gleiche an Hunden gefunden. Zu demselben Resultat ist auch BURGER (19) gekommen. Zur Erklärung der Erscheinung nimmt JELENFFY (73) an, daß der Posticus sich schneller abkühle und deshalb schneller seine Reizbarkeit verliere. ONODI hat diese Vermutung geprüft, indem er den Posticus künstlich erwärmte. Dabei verlor der Muskel seine Reizbarkeit schneller als ein nicht erwärmter. ONODI lehnt deshalb die Erklärung JELENFFYS ab.

Es ist hier zu bemerken, daß auch Beobachtungen vorliegen, nach denen der Posticus nicht das primum moriens unter den Kehlkopfmuskeln ist. So hat H. KRAUSE (93—96) beobachtet, daß zuerst der Cricothyreoideus abstirbt. CHAUVEAU (24) und GRÜTZNER sahen an ausgeschnittenen Kehlköpfen verschiedener Schlachttiere die Postici länger reizbar als die Thyreoarytaenoidei. Analoge Beobachtungen machte BONHÖFFER (9), der den Eintritt der Totenstarre untersucht und gefunden hat, daß der Posticus nicht zuerst erstarrt. Das sollte man nach der ersten Reihe von Beobachtungen erwarten, denn gemeinhin erstarren die Muskeln um so schneller, je schneller sie ihre Erregbarkeit verlieren. Versuche, durch Beobachtungen der Stimmritze bei der Erstarrung einen Aufschluß zu erhalten, ob ihre Schließer oder Oeffner früher absterben, haben MEIROWSKY (121) zu keinem Resultate geführt. Die Frage ist deshalb noch offen. Vermutlich wird ihre Lösung nicht für alle Tiere das gleiche Resultat ergeben. Dies ist nach Versuchen von KATZENSTEIN (77—80) wahrscheinlich, der gefunden hat, daß Hunde und Katzen auf gleichartige Reizung des Recurreus sehr verschieden reagieren. Bei ersteren findet sich Verengerung, bei letzteren Erweiterung der Stimmritze.

Auch für die Nerven allein werden Unterschiede in ihrem Widerstande gegen Schädigungen angegeben. Die Fasern des Recurrens, welche Erweiterung der Stimmritze auslösen, verlieren nach FRÄNKEL und GAD (49) bei Abkühlung des Nerven ihre Funktion vor den Erweiterern. ONODI bestätigt diese Beobachtung.

Endlich ist hier noch des Einflusses zu gedenken, den das Labyrinth wie auf alle Muskeln auch auf die des Kehlkopfes hat. In der Tat geben EWALD (37) für Tiere, STERN (198) für den Menschen Störungen in der Präzision der Kehlkopfeinstellung an, die durch Veränderungen im Labyrinth erzeugt wurden.

2. Zentrale Innervation des Kehlkopfes.

Die Herkunft der motorischen Kehlkopfnerven scheint bei verschiedenen Tieren verschieden zu sein. Nach Untersuchungen von GRABOWER (52), durch die ältere Untersuchungen von SCHECH (174) bestritten werden, stammen bei Hunden und Katzen alle motorischen Kehlkopfnerven aus dem Vagus und zwar aus den 4—5 untersten Wurzelfäden. Der Accessorius hat bei diesen Tieren nichts mit der motorischen Innervation des Kehlkopfes zu tun, was SCHECH angegeben hatte. Diese Angaben sind von GROSSMANN (53—55), ONODI (151), RETHI (162), v. NAVRATIL (141) u. a. bestätigt worden.

Beim Schweine hingegen stammen alle motorischen Fasern des Kehlkopfes vom Accessorius, wie LESBRE und MAIGNON (105, 106)

durch Reizungs- und Degenerationsversuche festgestellt haben, der Vagus hat mit der motorischen Innervation des Kehlkopfes nach diesen Autoren nichts zu tun.

Auch dem Sympathicus sind motorische Wirkungen auf den Kehlkopf zugeschrieben worden (Onodi, 152, Broeckaert, 13, 14). Von Schultz und Dorendorf (32) wird die Existenz solcher Fasern auf das entschiedenste bestritten. Die Befunde der Autoren erklären sie für die Folge von Stromschleifen auf den Vagus bei Reizung des Sympathicus.

Für die zentrale Innervation des Kehlkopfes haben wir zentrale Apparate in der Gehirnrinde und in den subcorticalen Teilen des Zentralnervensystems anzunehmen.

Ein Rindenzentrum hat H. Krause (95) entdeckt, ein zweites Katzenstein.

Das Krausesche Zentrum liegt beim Hunde im Gyrus praecrucialis s. praefrontalis. Seine Reizung hat eine Adduktionsbewegung beider Stimmbänder zur Folge. Sind die Nerven der Adductoren reseziert, so hat die Rindenreizung, wie Russel (172) beobachtet hat, Abduktion der Stimmbänder zur Folge. Bei der Katze tritt diese Wirkung auch ohne die Resektion jener Nerven ein (Semon und Horsley, 186—188). Wird das Zentrum exstirpiert, so finden sich degenerierende Nervenfaserzüge, die durch das Centrum mammillare verlaufen. Die Phonation ist nach der Exstirpation des Zentrums beim Hunde wohl vorübergehend aber nicht dauernd aufgehoben (Goltz, 51, Katzenstein, 81, 82, Onodi, 150, 152). Abszesse, die in der Gegend des Zentrums künstlich erzeugt werden, haben nach Beobachtungen von Klemperer (89) keinen Einfluß auf die Phonation. Ueber die Existenz dieses Zentrums liegt eine ausgedehnte Literatur vor. Man vergleiche noch die Untersuchungen von Mott (133) und Broeckaert (13, 14).

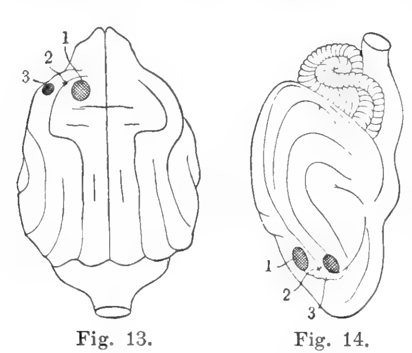


Fig. 13. Fig. 14.

Fig. 13 und 14. Die Kehlkopfzentren im Hundegehirn. Fig. 13 Ansicht von oben; Fig. 14 Ansicht von der Seite. *1* Krausesches Kehlkopfbewegungszentrum, *2* Rindenfeld für die gleichseitige Hälfte der Zunge, der Lippenwinkel, des weichen Gaumens, *3* Katzensteinsches Zentrum in der zweiten Windung. (Nach Katzenstein.)

Das Katzensteinsche Zentrum liegt in der Nähe des Krauseschen in der Hirnwindung, die außen an den Gyrus praecrucialis angrenzt (von der Längsinzisur gerechnet die zweite Windung). Ueber die Lage der Zentren beim Hunde geben die nebenstehenden Figuren Aufschluß.

Für die willkürliche Innervation der Stimmbänder vermutet Rossbach (169) ein Zentrum in der Insel.

Außer diesen Rindenzentren muß es noch Zentren für die Kehlkopfbewegung in tieferen Teilen des Zentralnervensystems geben. So haben die Atembewegungen des Kehlkopfes ihr Zentrum im Kopfmark. Beim Kaninchen liegt dieses Zentrum nach Durchschneidungsversuchen von Grossmann (53—55) in der Höhe des breitesten Teiles der Rautengrube oder tiefer. Ein Zentrum für die Phonation lokalisiert Onodi

(152) in den hinteren Vierhügeln. Er findet Durchschneidung des Hirnstammes oberhalb ohne Einfluß auf die Phonation, unterhalb hebt die Durchschneidung hingegen die Phonation auf. Die Angaben ONODIS werden von v. BECHTEREW bestätigt, von KLEMPERER (89, 90) bestritten. IWANOW (70) konnte durch Reizung der hinteren Vierhügelgegend denselben Effekt erzielen wie durch Reizung des KRAUSEschen Zentrums. — Die Frage bedarf daher weiterer Untersuchungen.

Nach SEMON und HORSLEY (186—188) liegt auch am Boden des 4. Ventrikels ein Ab- und Adduktionsbezirk.

Die Innervation der Stimmbandbewegungen geschieht in der Regel auf beiden Seiten symmetrisch. Diese symmetrische Innervation ist jedoch nicht unbedingt, wie TREUPEL (202) zuerst festgestellt hat. KATZENSTEIN berichtet über einen Muskelkünstler, der die Bewegungen nur eines Stimmbandes durch Ueben erlernte.

MASINI (119) und KATZENSTEIN (81, 82) konnten zeigen, daß auch durch Reizung der Hirnrinde einseitige Stimmbandbewegungen ausgelöst werden können.

Das gilt sowohl für das KRAUSEsche wie für das KATZENSTEINsche Zentrum; in einzelnen Reizungen erfolgte die Bewegung auf der gereizten Seite, in anderen auf der Gegenseite. Auch bei reflektorischer Auslösung von Stimmbandbewegungen sieht man vielfach Beschränkung der Bewegung auf die Reizseite. So konnte STUDER (192) durch Reizung des zentralen Endes des Laryngeus superior reflektorisch Adduktion des gleichseitigen Stimmbandes auslösen. Denselben Effekt sah KRAUSE (93—96) bei zentraler Reizung des Recurrens [bestritten von BURGER (17—19), bestätigt von BURKART, 20, 21]. KATZENSTEIN beobachtete am mäßig kokainisierten Kehlkopfe bei einseitiger Berührung der Kehlkopfschleimhaut gleichseitige Adduktion des Stimmbandes. Diesen Reflex fand er unabhängig von der Gehirnrinde.

3. Kehlkopfreflexe.

Hier ist der Ort, ganz kurz die Reflexe abzuhandeln, die am Kehlkopf zu beobachten sind. Vom Kehlkopfinnern aus bewirkt jede Reizung der Schleimhaut oberhalb der Stimmbänder Schluß der Stimmritze. Wirken die Reize intensiv oder verbreiten sie sich über die Stimmbänder hinaus nach der Luftröhre zu, so ist Husten der Effekt des Reizes. Die afferente Bahn des Reflexes ebenso wie die efferente verlaufen im Vagus. Die Reizempfindlichkeit der Kehlkopfschleimhaut ist groß und sehr andauernd. In der Narkose verschwindet der Cornealreflex vor den genannten Kehlkopfreflexen (SEMON und HORSLEY, 186—188). Die Reflexe werden leichter von der hinteren Wand des Kehlkopfes ausgelöst, die empfindlicher als die vordere ist (STOERK, 199, 200; SEMON und HORSLEY, 186—188; SEMON, 184—185).

Vom Schlunde und Rachen aus wird durch den herabgleitenden Bissen oder Schluck ein Reflex ausgelöst, an dem auch der Kehlkopf beteiligt ist. Er besteht in einem Verschluß der Stimmritze.

Von den synergischen Bewegungen der Stimmbänder bei der Atmung ist bereits wiederholt die Rede gewesen. Von dem normalen Typus können auch Abweichungen vorkommen. So konnten GROSSMANN (53—55) beim Kaninchen, KREIDL (97) beim Kaninchen und Affen bei künstlicher Atmung inspiratorische Adduktion und exspiratorische Abduktion erzeugen. DU BOIS-REYMOND und KATZENSTEIN (8) fanden dies auch am Hunde. Vagusresektion hebt diesen Reflex auf.

Durch Kompression des Thorax konnten dieselben Autoren bei Inspirationsstellung desselben Erweiterung, bei Exspirationsstellung Verengerung der Glottis erzeugen. Der Reflex trat auch bei reseziertem Vagus und kollabierten Lungen ein; erst Durchschneidung des unteren Halsmarkes hebt den Reflex auf.

b) Stimmbildung.

Die folgenden Ausführungen über die Stimmbildung beschränken sich auf einige vergleichende Notizen, weil alles Prinzipielle bereits in zahlreichen Abhandlungen über die Physiologie des Menschen behandelt worden ist. Aus demselben Grunde ist von einer Darstellung der Physiologie der Kehlkopfmuskeln ganz abgesehen worden.

Die Stimmen der Säugetiere werden alle nach demselben Prinzip erzeugt wie die menschliche Stimme. Diejenigen Säuger, denen, wie oben erwähnt, die Stimmbänder fehlen, sind stumm. Bei den mit Stimme begabten ist die Zahl der verfügbaren Töne verschieden. Im allgemeinen kann gesagt werden, daß die Tiere, welche in Herden gesellig leben und sich vielfach durch Stimmlaute verständigen, die meisten Stimmlaute haben, so finden wir z. B. bei den Affen eine große Zahl von Stimmlauten. Im großen und ganzen ist die Zahl der Töne sehr gering, bei den Wiederkäuern z. B. beträgt die Zahl der Tonstufen nur zwei.

Wie der Mensch bei der Inspiration willkürlich phonieren, ja sprechen kann, so findet man bei Tieren vielfach inspiratorische Stimmgebung. So schreit z. B. der Esel beim IA das I inspiratorisch, das A exspiratorisch. Ebenso wiehert das Pferd die hohen Töne inspiratorisch, der Panther schreit inspiratorisch, ebenso miaut die Katze inspiratorisch.

Die Art, in der die Stimmbänder schwingen, ist eingehend am Menschen untersucht worden, teils am lebenden Kehlkopf, teils am Leichenkehlkopf.

Auch bei den Tieren finden sich wie beim Menschen verschiedene Stimmregister. Am bekanntesten ist das vom Hunde, dessen Gebell der Bruststimme des Menschen, dessen „Miefen" der Fistelstimme verglichen wird. Aehnliche Register hat der Hirsch in der Brunstzeit, der neben dem Brummen ein hohes Quieken erzeugt, das aus zwei tieferen und einem hohen Tone besteht. Weitere Beispiele sind das Grunzen und das Quieken des Schweines, das Schnurren und Miauen der Katze. Die tiefen Töne bezeugen meistens Wohlbehagen, die hohen quiekenden Unbehagen.

Ueber die Ursachen der Entstehung der verschiedenen Stimmregister liegt bei Tieren nur ein sehr geringes Material vor.

Zwischen wahren und falschen Stimmbändern liegt der Morgagnische Ventrikel. Schon Malgaigne (114) vergleicht die Taschen einem Trompetenmundstück, in ihm sollen die Stimmbänder Raum für die schwingenden Bewegungen haben. Wie das Mundstück der Trompete in einiger Entfernung von den Lippen des Bläsers eine Verengerung zeigt, so ist auch im Ansatzrohr des Kehlkopfes eine derartige Verengerung durch die falschen Stimmbänder gegeben. Diese Form des Mundstückes soll die günstigste sein, weil sie auf die Lippenbewegungen verstärkend wirkt. Dadurch würde der Morgagnische Ventrikel zum Resonanzraum werden.

Im höchsten Grade scheint er für diese Aufgabe geeignet zu sein

bei einer Reihe von Affen, bei denen in den Ventrikel große sackartige Höhlungen mit knöchernen Wänden münden, die durch Luft aufgeblasen werden und so gespannte elastische Säcke darstellen, die zur Schallverstärkung besonders geeignet erscheinen. Man vergleiche die anatomische Einleitung. Am ausgeprägtesten ist diese Schallverstärkung bei den Brüllaffen. Vom Orang-Utan (L. Wolff, 213; Vrolik, 207; Sandifort, 173a; Fick, 47; Meyer, 123) gibt die folgende Abbildung (Fig. 15) die Anhängsel der Morgagnischen Ventrikel wieder. Es ist aber sehr fraglich, ob die Anhängsel bei diesem Tiere und auch bei anderen Affen, deren Luftsäcke weiche Wände haben, zur Schallverstärkung dienen. Beim Orang hat Meyer (123) gesehen, daß das Tier sich blähte, wenn es geärgert wurde.

Auch dem Kehlsack von *Cervus tarandus* schreibt Lönnberg (110) die Rolle eines Resonators zu.

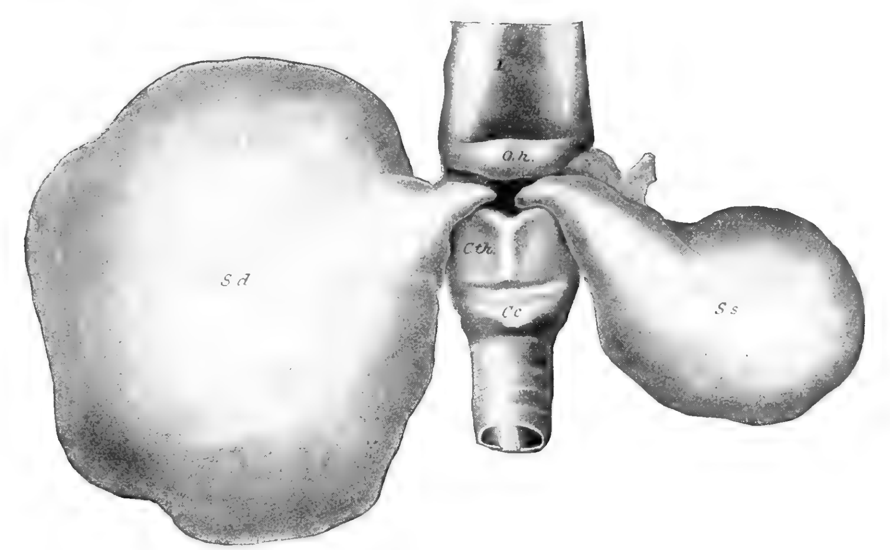


Fig. 15. Vorderansicht des Kehlkopfes eines jungen Orang-Utan. *L* Zunge, *Oh* Zungenbein, *Cth* Schildknorpel, *Cc* Ringknorpel, *Sd* Saccus dexter, *Ss* Saccus sinister. Nach E. Meyer.

Ueber die Bedeutung der Mundhöhle und des Nasenrachenraumes besitzt die Physiologie zahlreiche Erfahrungen am Menschen. Die Eigenschaften des Ansatzrohres sind von entscheidender Bedeutung für die Bildung der Sprachlaute.

Es müssen die Ansatzrohre der Tiere analoge akustische Eigenschaften haben, wie das Ansatzrohr des Menschen; denn die Fähigkeit, Sprachlaute zu erzeugen, die den menschlichen ähnlich sind, kommt einer ganzen Reihe von Tieren zu. Am bekanntesten sind die Papageien, Stare, Raben, Elstern, Dohlen, von denen die ersteren ganze Satzreihen sprechen lernen. Eine akustische Analyse dieser Sprachlaute fehlt bis jetzt.

In der neueren Zeit ist die Fähigkeit, menschliche Sprachlaute nachzubilden, auch bei einem Hunde beobachtet worden. Ich hatte Gelegenheit, dieses Tier mehrfach zu beobachten. Das Tier sprach

auf Kommando in singendem Tone die Worte Hunger, Kuchen, Ruhe ziemlich deutlich nach. Die Worte wurden mit dem Edisonschen Phonographen aufgenommen und von diesem auf optischem Wege abgeschrieben. Ich gebe die folgende Kurve (Fig. 16), die dem U in Kuchen entspricht, wieder. Durch die Kontrollaufnahme eines

Fig. 16. Sprachlaut eines Hundes. Kurve des U aus „Kuchen".

Tones bekannter Höhe ergibt sich die Stimmnote als dis[1] (300 Schwingungen). Der dominierende Ton in der Kurve ist dis[2] (600 Schwingungen). Das würde der Lage des zweiten U-Formanten entsprechen.

B. Die Stimme der Vögel.

Der Stimmapparat der Vögel unterscheidet sich im Bau sehr wesentlich von dem der Säugetiere. Er liegt nicht wie bei diesen am Ende der Luftröhre, vielmehr ist der eigentliche stimmgebende Apparat an der Bifurkationsstelle der Trachea gelegen, er wird Syrinx genannt. Der obere Kehlkopf, Larynx, liegt am Ende der Luftröhre am hinteren Ende der Zunge. Er verschließt beim Schlucken den Eingang in die Luftwege. Zur Phonation dient er im allgemeinen nicht. Milne-Edwards gibt an, daß er bei einigen Tieren, die in der Regel stumm sind, z. B. beim Schwan gelegentlich, wenn die Tiere aufgeregt sind, Laute erzeugt.

Der eigentliche Kehlkopf liegt tief im Brustraum; er umfaßt das Endstück der Luftröhre und die Anfangsabschnitte der Bronchien. Nach Cuvier (26) fehlt er dem Königsgeier. Die Beschreibung hat mit dem Skelett der Syrinx zu beginnen.

Skelett der Syrinx.

Bei ausgewachsenen Tieren bestehen sämtliche Teile derselben aus Knochensubstanz mit Ausnahme zweier Knorpel, der Stellknorpel, die keine Spur von Ossifikation zeigen. Die drei oder vier untersten Ringe der Luftröhre sind miteinander zu einem kurzen Hohlzylinder, der Trommel *T*, verschmolzen. Die untere Oeffnung der Trommel ist durch einen von vorn nach hinten verlaufenden, etwas nach abwärts gekrümmten Bügel, den Steg, überbrückt. Da die Trommel vorn und hinten in Spitzen ausläuft, zwischen denen der Steg verläuft, so ist die untere Mündung der Trachea in zwei elliptische Oeffnungen geteilt, deren Flächen zur Achse der Luftröhreu nter einem Winkel von 30—40° geneigt sind. An diese Oeffnungen setzen sich die Bronchien an. Sie stellen im lateralen Teil knöcherne, halbkreisförmige Spangen dar (B_I, B_{II}, B_{III}). Das hintere Ende der zweiten Spange ist eine Gelenkfläche, unter der das verdickte hintere Ende des dritten Halbringes hingleiten kann. Die Zwischenräume zwischen der Trommel und den Halbringen füllen feste Bandmassen aus, die Ligamenta annularia; die Membran, welche den Zwischenraum zwischen dem zweiten und dritten Halbring ausfüllt, ist lockerer, sie wird Membrana tympani externa genannt (Fig. 17, 18 *mte*).

Die mediale Wand der Bronchien ist ligamentös begrenzt durch die Membranae tympaniformes internae (Fig. 17, 18 *mti*). Diese spannen sich zwischen den Vorder- und Hinterenden der Halbringe und dem unteren Rande des Steges aus.

In die obersten Teile derselben sind, anschließend an die Vorderenden der ersten Halbringe, die Stellknorpel, Cart. arytaenoideae (Fig. 17 *ca*), eingelagert. Sie bilden miteinander die Form eines Daches. Unterhalb des Steges sind die beiden inneren Paukenhäute durch eine horizontale Membran, das Lig. interbronchiale oder den Bronchidesmus, verbunden (Fig. 17 *bd*).

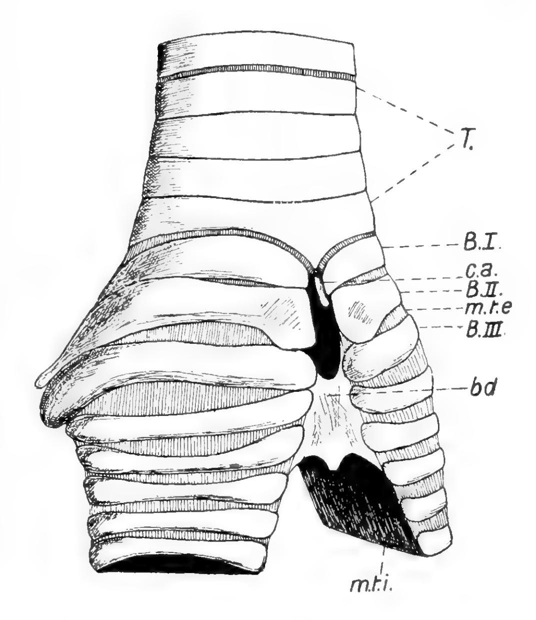


Fig. 17. Syrinxskelett der Elster (*Pica caudata*). *c.a.* Cartilago arytaenoidea, *T.* Trommel, *B.I.*, *B.II.*, *B.III.* erster bis dritter Bronchialhalbring, *m.t.e.* und *m.t.i.* Membrana tympaniformis externa und interna, *bd.* Bronchidesmus (das den Unterrand des Bronchidesmus mit der Ventralseite des Oesophagus verbindende Längsband ist größtenteils abgeschnitten). (Nach HAECKER.)

Schwingende Membranen der Syrinx.

An der Innenfläche des dritten Halbringes liegt ein Polster elastischen Gewebes, die äußeren Stimmlippen, Labia externa (Fig. 18 *le*). Diesen gegenüber im obersten Teile der medialen Bronchienwandungen liegen ähnliche, nur kleinere Gebilde, die inneren Stimmlippen, Labia interna (Fig. 18 *li*). Sie grenzen die inneren Paukenhäute gegen den Steg ab, nach den Bronchien zu bis zum Bronchidesmus bezeichnet man die inneren Paukenhäute als innere Paukenhäute im engeren Sinne. Diese entsprechen auch morphologisch den äußeren Paukenhäuten.

Das elastische Gewebe der beiden Seitenflächen des Steges vereinigt sich über der Firste desselben zu einer sagittal gelegenen, gefäßreichen Membran, die nach oben konkav ist: Membrana semilunaris (Fig. 18 *sl*).

Die Muskulatur der Syrinx.

Die Ausbildung und Differenzierung der Muskulatur der Syrinx ist bei den verschiedenen Vogelarten sehr verschieden.

Eine eingehende Beschreibung der Wirkungsweise der einzelnen Muskeln liefert SAVART (173). Wir geben hier die Beschreibung der Muskulatur, wie sie RÉTHI (163) gibt, wieder.

„Die Zahl der Kehlkopfmuskeln ist bei verschiedenen Vögeln verschieden groß. Es gibt Vögel, die nebst einem Paar Mm. sterno-tracheales oder ypsilo-tracheales, welche von der Trachea zum Sternum ziehen, 1, 3, 5 oder 7 Kehlkopfmuskelpaare haben. Vögel mit 2 oder 4 Muskelpaaren gibt es nicht. Die Wasserhühner, Schnepfen, Kiebitze, Möwen, Eisvögel und Reiher haben nur ein Muskelpaar, d. h. nebst den Mm. sterno-tracheales nur ein Paar Mm. tracheo-bronchiales, welche von der Trachea zum dritten Halbring herunterziehen und sich in der Mitte desselben inserieren.

Sind mehrere Muskelpaare vorhanden, so inserieren sie sich einerseits entweder an der Trachea oder an der Trommel und andererseits an einem der Bronchialhalb-

ringe oder an den Membranae tympaniformes. Bei den Singvögeln, Sperlingen, Meisen, Drosseln, Lerchen etc. ist die Kehlkopfmuskulatur am besten entwickelt; sie haben außer den Mm. tracheo-sternales noch, gleichsam infolge Spaltung der Mm. tracheo-bronchiales, 5 oder 7 Muskelpaare. Man kann eine oberflächliche Muskelgruppe, die eigentlichen Mm. tracheo-bronchiales oder langen Muskeln, unterscheiden und eine tiefer liegende, die Mm. syringei oder kurzen Muskeln; sie liegen ferner teils vorn ventral, teils hinten dorsal.

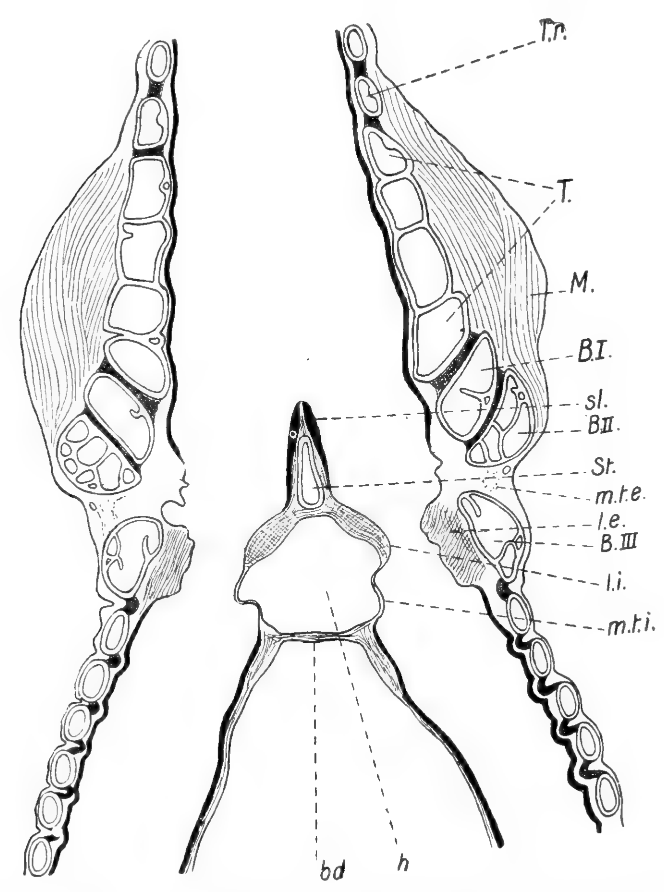


Fig. 18. Schnitt durch den Syrinx einer männlichen Amsel (*Turdus merula*). *T.r.* Trachealring, *T.* Trommel, *M.* Muskulatur, *sl.* Membrana semilunaris, *B.I.*, *B.II.*, *B.III.* erster bis dritter Bronchialring, *St.* Steg, *m.t.e.* Membrana tympaniformis externa, *l.e.* Labium externum, *l.i.* Labium internum, *m.t.i.* Membrana tympaniformis interna. *h.* ventralwärts offener Hohlraum (Abschnitt des vorderen thorazischen Luftsackes), *bd.* Bronchidesmus. (Nach Haecker.)

Die oberflächlichen oder langen Muskeln entspringen an der Trachea und inserieren sich: 1) am ventralen Ende des zweiten Halbringes und am Arytänoidknorpel, M. tracheobronchialis ventralis, auch Levator longus anterior genannt; 2) am ventralen Ende des 3. Bronchialhalbringes, M. obliquus s. Rotator (Wunderlich); 3) am dorsalen Ende des zweiten Bronchialringes M. tracheo-bronchialis dorsalis longus oder Levator longus posterior, und 4) hinten herunterziehend an der inneren Paukenhaut, M. tracheo-bronchialis dorsalis brevis, auch Tensor membr. tympaniformis int. genannt.

Die tiefer liegende Gruppe besteht aus 3 Muskelpaaren; sie entspringen an der Trommel und inserieren sich 1) am ventralen Ende des zweiten Bronchialringes, M. syringeus ventralis oder Levator brevis anterior; 2) am dorsalen Ende desselben Bronchialringes, M. syringeus dorsalis oder Levator brevis posterior, und 3) an der äußeren Fläche des zweiten Ringes und der äußeren Paukenhaut, M. ventrilateralis s. Laxator membr. tympaniformis externae.

Indem diese Muskeln die beweglichen Halbringe heben, erweitern sie die Höhle der Syrinx und ändern die Stellung und Form der Stimmbänder. Durch Kontraktion des M. mylohyoideus dagegen, der antagonistisch wirkt, wird die Luftröhre gehoben, und die nach innen vorspringenden Falten werden zum Verstreichen gebracht.

Der Kehlkopf der Vögel weist insofern einen wesentlichen Unterschied gegenüber dem Kehlkopfe der Säugetiere auf, als er vorerst keine eigentlichen Stimmbandmuskeln besitzt. HÄCKER trennt tatsächlich die Kehlkopfmuskeln der Vögel genetisch-morphologisch von den Kehlkopfmuskeln der übrigen Wirbeltiere.

Der M. thyreo-arytaenoideus fehlt ganz und ebenso auch ein dem M. cricothyreoideus ganz analoger Muskel. Die Spannung der Stimmbandfalte wird hier nur durch gegenseitige Annäherung der Halbringe bewirkt; daher auch der geringe Stimmumfang vieler Vögel.

Indem Trommel und Bronchien einander genähert werden, springen die Membranen und elastischen Polster verschieden weit vor und sie werden in verschiedener Weise gespannt. Es entstehen zwischen denselben Spalten, die vergrößert und verkleinert werden können, und wir haben nun die Glottis des Vogels vor uns oder vielmehr in jedem Bronchus eine Glottis, also ein Glottispaar.

Ferner fehlen eigentliche Glottisschließer, d. h. dem M. crico-arytaenoideus lateralis und M. interarytaenoideus analoge Muskeln, und es sind nur Muskeln vorhanden, durch deren Kontraktion die Falten vorgetrieben und auf diese Weise das Kehlkopflumen verengt wird, und schließlich geschieht auch das Oeffnen der Glottis nicht durch direkte Abduktion der äußeren Falte von der inneren, sondern dadurch, daß die Halbringe voneinander entfernt werden, wodurch die Falte verstreicht.

Manche Tiere, wie die Gallinaceen, die nur wenige Muskelpaare besitzen, können die Stimmbänder nur wenig spannen. Die Papageien haben 3 Muskelpaare: zwei Verengerer, zugleich Spanner der Stimmbänder, und ein Paar, welches sie entspannt. Doch auch bei ein und derselben Gattung sind oft bedeutende Unterschiede vorhanden, und bei den Passerinen ist das Stimmorgan nach J. MÜLLER nicht einheitlich gebaut. Es gibt amerikanische Gattungen derselben mit einem Muskelpaar, bei anderen (*Thamnophilis, Myiothera* und *Opetiorhynchus*) befindet sich der schwingende Teil in der Luftröhre selbst an der häutigen Zwischenmembran der feinen Luftröhrenringe, und die Verkürzung geschieht durch einen äußeren seitlichen Muskel. Bei manchen setzt sich der Muskel an einen freistehenden, am letzten Luftröhrenring und ersten Bronchialhalbring aufgesetzten pyramidalen Knochen, den Stimmknochen, an. Die Muscicapiden der neuen Welt haben nur ein dickes Muskelpaar.

Daß die Vogelstimme in der Syrinx gebildet wird, hat ALDROVANDUS (2) im Jahre 1600 ausgesprochen.

DU VERNAY (205) bestätigte diese Beobachtung im Jahre 1686 an einem Huhne. HÉRISSAUT (62), BALLANTUS (5) und UTTINUS erweiterten diese Beobachtungen, der erste entdeckte die Stimmlippen, der zweite die Kehlkopfmuskeln. CUVIER (26) beobachtete, daß die Stimme des Vogels auch nach dem Durchschneiden der Luftröhre bestehen bleibt, also in der Syrinx gebildet werden muß; er erkennt die Schwingungen der Stimmbänder und der inneren Paukenhäute und erklärt den Kehlkopf der Vögel für eine Zungenpfeife.

Cuvier war auch der erste, der einen Vogelkehlkopf angeblasen hat. Savart (173) vergleicht die Syrinx einem Rohr mit elastischen Wänden. Das Zustandekommen des Tones ist nach ihm analog dem bei dem Mundstück einer Schalmei. Nach seinen Beobachtungen schwingen die Stimmbänder und auch die Membrana semilunaris. Savart machte sich bereits ein Modell des Vogelkehlkopfes, indem er quer über ein Rohr ein dünnes elastisches Häutchen spannte und dieses anblies. Daß der große Physiker trotz aller dieser Beobachtungen den Kehlkopf für eine Lippenpfeife hält, hat seinen Grund darin, daß er die hohen Pfeiftöne vieler Vögel nicht für das Produkt von Zungen halten mag. Johannes Müller übt Kritik an den Anschauungen von Cuvier und Savart. Selber drückt er sich sehr vorsichtig aus:

„Savart sucht die Vergleichung des Stimmorgans der Vögel mit einer Zungenpfeife durch die Bemerkung zu widerlegen, daß der Ton eines Mundstücks bei stärkerem Blasen sich nicht bedeutend ändere, daß man dagegen durch veränderte Geschwindigkeit des Luftstroms bei einem Singvogel nach seinen Versuchen vom Grundton aus alle möglichen in anderthalb Oktaven begriffenen Töne hervorbringen könne. Ich halte es für durchaus nicht erwiesen, daß das Stimmorgan der Vögel wirklich eine Zungenpfeife darstelle; indes ist der Einwurf von Savart nicht entscheidend. Denn ich habe gezeigt, daß sich die Töne an Mundstücken mit menbranösen Zungen von Kautschuk um einige Töne durch stärkeres Blasen erhöhen lassen, daß diese Erhöhung sich auf alle in einer Quinte liegenden Töne erstreckt bei Zungen von Arterienhaut, daß sich der Ton der Stimmbänder des männlichen Kehlkopfs um alle in einer Quinte liegenden Töne erhöhen läßt, und ganz dasselbe, ja noch mehr kommt an den Mundstücken mit metallischen Zungen vor, wenn die Zunge nur dünn genug ist. Die Töne der dünnen metallenen Zunge in der Schalmey der Kinder konnte ich um mehr als anderthalb Oktaven erhöhen, und bei stärkerem Blasen durch alle in anderthalb Oktaven möglichen Töne durchgehen. Der Erfolg blieb sich gleich, mochte ich durch die obere Oeffnung der Schalmey blasen, oder das Stück, worin die metallene Zunge steckt, selbst anblasen. Man hat sich bei dem Studium der metallenen Zungen zu sehr an die dicken Zungen der Orgelpfeifen gehalten, bei welchen die gewöhnliche Geschwindigkeit des Luftstroms nicht stark genug ist, um den Ton zu erhöhen.“

„Ob die Töne des Stimmorgans der Vögel nach Analogie der Zungenpfeifen und des menschlichen Stimmorgans entstehen oder nach Analogie der Labialpfeifen, und ob die Lippen der Stimmritzen des Vogels durch Eigenschwingung tönen oder ob durch die Reibung des Luftstroms an den Lippen die Luftsäule der Luftröhre in Schwingung versetzt werde, scheint mir ganz außerordentlich schwer und für jetzt fast unmöglich zu entscheiden. Das einfache Stimmorgan vieler Vögel ist unzweifelhaft eine Zungenpfeife, wie z. B. das der Puten, Gänse und anderer. Man sieht nicht allein die heftigen Schwingungen des äußeren Stimmbandes, dieser Ton hat auch die größte Aehnlichkeit mit einem durch Schwingungen von Membranen erzeugten Ton (und dasselbe gilt von allen Vögeln, die einen Membranenton haben, wie die Stimme der Raben, die doch schon zu den Singvögeln gehören). Auch hat die Länge der Luftröhre der Gans, wenn man durch die Bronchien bläst, nur einen ganz untergeordneten Einfluß auf die Veränderung des Tons, und man kann bei ganz kurzer Luftröhre noch

denselben charakteristischen Ton der Gänse, wie bei langen Luftröhren erzeugen. Ob aber der Pfeifenton der Stimmvögel auch hierher gehöre, und der Ton nicht vielmehr wie beim Mundpfeifen entstehe, ist eine andere Frage. Mir ist die Vergleichung mit einem Zungenwerk immer noch wahrscheinlicher. Denn erstens ist es nicht möglich, daß die Lippen der Glottis bei bestimmter Wirkung der Muskeln nicht in Schwingung geraten und wenn auch die Reibung der Luft auch Anteil hat, so wird jedenfalls eine Kompensation zwischen Schwingungen der Luft und der Stimmbänder eintreten müssen, dann gehört aber das Stimmorgan des Vogels nicht mehr ganz unter die Labialpfeifen, sondern hat zugleich ein Element der Zungenpfeifen. Dann aber kann ich an dem unteren Kehlkopf von Vögeln (Rabe, Star) an dem bloßen Mundstück ohne Luftröhre durch ein in einen Bronchus eingesetztes Rohr Töne hervorbringen, und diese Töne des Mundstücks ändern sich nicht merklich (wie bei dem menschlichen Stimmorgan), wenn ich bei gleich schwachem Blasen ein Röhrchen vorhalte. Bei der Gans hat die Länge der Luftröhre jedenfalls einen sehr untergeordneten Einfluß auf den Ton des unteren Kehlkopfes, wie an der menschlichen Zungenpfeife ein Ansatzrohr. Die meisten Veränderungen der Töne lassen sich am Kehlkopf der Vögel offenbar durch verschiedene Stärke des Blasens hervorbringen, wie Savart zeigte, was allerdings an so kleinen Labialpfeifen, wie die Luftröhre der kleinen Singvögel, auch geschehen kann, aber auch an Zungenpfeifen mit membranöser Zunge möglich ist.

Die Luftröhre kann den Ton entweder wie bei einer Labialpfeife verändern, was mir nicht wahrscheinlich ist, oder wie bei den Ansatzröhren der Zungenpfeifen. Die Endöffnung der Luftröhre am oberen Kehlkopf kann, wenn sie sich verengert, wie an Labialpfeifen und Zungenpfeifen, den Ton vertiefen.

Die Paukenmembran, welche heftig mitschwingt, muß auf den Ton des Mundstücks Einfluß haben, und es muß eine Akkommodation zwischen dem inneren Labium der Glottis, der Membrana semilunaris und der Paukenmembran stattfinden. Die Paukenmembran gleicht dem schwingenden Häutchen einer Pfeife von Schilfrohr.“

Auch Grützner neigt der Meinung Cuviers und Müllers zu, daß der Vogelkehlkopf eine Zungenpfeife sei. Er macht noch darauf aufmerksam, daß die kleinen Instrumente aus Birkenrinde, mit denen die Singvogelstimmen nachgeahmt werden können, durch die Schwingungen eines zarten Blättchens tönen, welches feucht wird und dann nach Art einer Zunge schwingt. Grützner geht noch auf die Frage ein, wie es kommt, daß die Vögel, obwohl sie zwei Kehlköpfe haben, doch nur einen Ton erzeugen.

„Dies liegt einmal in dem einfachen resistenten Ansatzrohre und zweitens in der direkten oder indirekten Vereinigung der beiden Membranae tympani internae. Tritt daher eine Luftverdichtung in der Trachea ein, so werden beide Membranae tympani zu gleicher Zeit nach abwärts getrieben; denn sie sind ungemein leicht, und die Bewegung der einen überträgt sich leicht auf die andere. Wahrscheinlich müssen die Vögel ihre beiden Kehlköpfe — namentlich wenn sie in den Bronchien sitzen und ganz und gar voneinander getrennt sind — in gleichmäßiger Weise einstellen, wenn nicht zwei verschiedene Töne zu gleicher Zeit auftreten sollen. Letzteres beobachtet man übrigens an unseren Hausvögeln (Gänsen, Enten etc.) nicht so gar selten. Das

oft laute, widerliche Geschrei derselben erweist sich bei genauem Zuhören als aus zwei nahe gelegenen, dissonanten Tönen zusammengesetzt.“

In der neueren Zeit hat Réthi (163) den Vogelkehlkopf untersucht. Er sah bei lebenden Tieren, Enten, Gänsen, Papageien, Hühnern, in einigen Fällen deutlich respiratorische Bewegungen der Stimmbänder, Erweiterung bei der Inspiration, Verengerung bei der Expiration; doch gelang es nicht, den lebendigen Kehlkopf zum Phonieren zu bringen. Deshalb blies Réthi den ausgeschnittenen Kehlkopf an und beobachtete seine Bewegungen auf stroboskopischem Wege. Bei tiefen Tönen konnte er die Bewegungen der Stimmbänder beobachten, bei sehr hohen Tönen konnte er „oft, wenn auch nicht immer, deutliche Vibrationen“ sehen. Réthi kommt zu dem Schluß, daß der Vogelkehlkopf eine Zungenpfeife sei.

Nach Deditius (31) sollen die Geräusche, welche Vögel erzeugen, auch die Sprache derselben, durch zwei platte rippenförmige Knochenspangen hinter dem Cricoid erzeugt werden. Näheres ist aus dem Referat, das mir lediglich zur Verfügung stand, nicht ersichtlich.

Ueber die zentrale Innervation des Stimmapparates der Vögel hat Kalischer (76) an sprechenden Papageien Untersuchungen angestellt. Er hat gefunden, daß von einem scharf umgrenzten Bezirke des Schläfenteiles des Großhirns sich durch Reizung Stimmbewegungen auslösen lassen. Nach beiderseitiger Verletzung einer bestimmten Stelle im Kopfe des Mesostriatum treten dauernde motorische Sprachstörungen ein. Nur wenige Worttrümmer blieben erhalten. Einseitige Verletzung hat nur vorübergehende Störungen zur Folge und vernichtet die Fähigkeit, neue Worte zu lernen, nicht.

Außer den Phonationen des Kehlkopfes kommen bei Vögeln noch andere Arten von Schallproduktion vor. So sei an das Trommeln der männlichen Spechte zur Paarungszeit, an das Klappern der Störche, das Brummen der Kiebitze und an das Meckern der Bekassine erinnert.

Das Trommeln des Spechtmännchens kommt dadurch zustande, daß der Specht sich an einen dürren Astzacken hängt und mit seinem Schnabel so heftig und schnell dagegen hämmert, daß der Zacken in Schwingungen gerät, die durch die Resonanz des Baumes verstärkt werden. Der erzeugte Schall erinnert an ein R.

Das Klappern des Storches geschieht durch Zusammenschlagen der beiden Schnabelhälften.

Die Frage, wie das Meckern der Bekassine erzeugt wird, ist begreiflicherweise vielfach behandelt worden; denn das eigentümliche Geräusch erregt das Interesse eines jeden, der es beobachtet. Es ist unter den folgenden Bedingungen[1]) zu beobachten:

„Das Männchen beschreibt über dem Brutplatz mit gleichmäßigen, hastigen Flügelschlägen in einer Höhe von etwa 50 bis ein paar hundert Metern Kreise mit einem Durchmesser bis ungefähr einem halben Kilometer. Dieser wagerechte Flug wird in immer länger werdenden Zwischenräumen von 8—30 Sekunden durch schräge, mit der Kreisbahn einen Winkel von 45° bildende Abstürze unterbrochen. Nach diesen Abstürzen, welche eine Tiefe von 10—15 m haben und

1) Literatur bei Darwin (28, 29) und Rohweder (165).

meist gegen 2 Sekunden dauern, schwingt sich der Vogel mit verstärkten Flügelschlägen wieder bis zur vorigen Höhe empor.

Während des Absturzes wirft sich der Vogel stark auf die Seite, d. h. er dreht seinen Körper um dessen Längsachse nach rechts oder links, die Flügel werden so weit entfaltet, daß ihr Hinterrand die Form eines Halbkreises annimmt und der Schwanz wird fächerförmig ausgebreitet, so daß die beiden äußersten Steuerfedern fast quer vor dem halbmondförmigen Ausschnitt des hinteren Flügelrandes stehen. An Stelle der regelmäßigen Flügelschläge treten rasche, zuckende Bewegungen der Flügel. Während des Absturzes ertönt das Meckern, und zwar nicht als ein gleichmäßig fortklingender Ton, sondern als ein solcher, der durch regelmäßige kurze Intervalle in rascher Folge unterbrochen wird. Wie nun aus der direkten Beobachtung des lebenden Tieres entnommen und auf experimentellem Weg nachgewiesen werden kann, wird der Grundton dadurch erzeugt, daß der während des Absturzes an dem Vogel vorbeistreichende Luftstrom jederseits auf die seitlichen Steuerfedern trifft, wodurch diese in eine vibrierende Bewegung versetzt werden, wie die Feder einer angeblasenen Zungenpfeife. Dieser an und für sich gleichmäßig surrende Ton wird aber durch die zuckende Bewegung der Flügel zu einem tremulierenden umgewandelt."

C. Die Lautapparate der Reptilien und Amphibien.

So genau wir über die Anatomie des Stimmapparates der Reptilien und Amphibien unterrichtet sind, so dürftig sind unsere Kenntnisse über die Funktion dieser Organe.

Die Angaben in der Literatur beschränken sich fast ausschließlich auf die Beschreibung der Laute, welche diese Tiere erzeugen. Ein experimentelles Material fehlt fast vollständig.

Schlangen.

Die Schlangen erzeugen zischende Geräusche, indem sie die Atemluft durch die enge Kehlkopfspalte mit Kraft hindurchtreiben.

Manche Schlagen, z. B. *Clotho arectans*, inspirieren zu diesem Zwecke so stark, daß sie sich dabei blähen. Das zischende Geräusch entsteht durch die Reibung des Luftstromes an der Kehlkopfspalte. Für die Produktion von Klängen ist der Schlangenkehlkopf nicht geeignet.

Darwin hat bei *Trigonocephalus* beobachtet, daß sie in gereiztem Zustande das Schwanzende in vibrierende Bewegung versetzt, wodurch die Unterlage desselben, z. B. Laub, Geräusche produziert. Bei *Echis carinata* beobachtete Anderson (3) die Produktion eines lang ausgezogenen zischenden Lautes. Dieser entstand dadurch, daß sich die Ränder ihrer seitlichen Körperschuppen gegeneinander reiben. Diese Schuppen haben an den Seiten des Körpers starke Keile, die wie eine Säge gezähnt sind. Bei Reibung der Seiten gegeneinander, kratzen diese aufeinander. Wir haben hier also ein Stridulationsorgan vor uns.

Ueber das Rasseln der Klapperschlange gibt es eine ziemlich ausgedehnte Literatur, die bei Landois besprochen ist. Das Geräusch der Klapperschlange gleicht nach Duden dem Geräusch, das ein

Scherenschleifer hervorbringt oder dem Rasseln der Wickensamen im Getreide.

Darwin sagt: „Wer nur die Klapper einer toten Schlange geschüttelt hat, kann sich keine rechte Idee von dem Laut machen, den das lebende Tier hervorbringt. Prof. Shaler gibt an, daß dieser Laut von dem nicht zu unterscheiden sei, den das Männchen einer großen Zikade, welche denselben Bezirk bewohnt, hervorbringt. Als im zoologischen Garten die Klapperschlangen und Puffottern zu gleicher Zeit heftig erregt wurden, war ich von der Aehnlichkeit der von ihnen hervorgebrachten Laute bedeutend frappiert; und obgleich das von der Klapperschlange gemachte Geräusch lauter und schriller als das Hissen der Puffotter ist, so konnte ich doch, wenn ich in Entfernung von einigen Yards vor ihnen stand, kaum beide voneinander unterscheiden."

Die Rassel wird von Landois, wie folgt, beschrieben:

„Die Länge der Rassel variiert zwischen 75 und 83 mm, je nachdem die einzelnen Glieder so weit wie möglich ineinander geschoben oder auseinander gezogen werden. Der Breitendurchmesser der einzelnen Glieder beträgt an der Basis des Schwanzes 15,5 mm und an der Spitze 12,5 mm; noch geringer ist die Dickendifferenz, indem das Basalglied 8 und das Endglied noch 7 mm mißt. Die Rassel besteht aus mehreren, teilweise ineinander geschachtelten tutenförmigen Horngebilden, deren Bau ohne Figuren kaum anschaulich gemacht werden kann. Jede Horntute ist durch zwei ziemlich tiefe Kerben in drei abgeplattete, ringartige Teile eingeschnürt. Die zweite Tute ist nun so in die erste (vom Ende aus gerechnet) eingeschachtelt, daß nur der oberste und größte Ring aus der letzteren hervorragt. Ganz in ähnlicher Weise sind alle folgenden eingeschachtelt. Die einzelnen Tuten passen jedoch nicht fest aufeinander, sondern lassen an allen Seiten einen kleinen Raum zwischen sich, und eben daher kommt es, daß die Rassel, geschüttelt, den eigentümlich klappernden Ton von sich gibt."

Das rasselnde Geräusch wird dadurch erzeugt, daß der Schwanz in Vibration versetzt wird. Dabei schlagen die Ränder der Tuten aneinander. Man soll das Geräusch ziemlich weit vernehmen können. Auf freiem Felde hörte es Landois an einer toten Rassel bis auf 180 m, in einem dichten Walde auf 84 m.

Ueber die Bedeutung des Klapperns sind die Ansichten der Autoren geteilt. Während die einen das Rasseln als Lockmittel für Beutetiere gelten lassen, nehmen andere, unter ihnen Darwin, an, daß es sich um ein Schreckmittel für die Beutetiere handle, die hierdurch in einen lähmungsartigen Zustand versetzt werden.

Auch als Lockmittel zur Paarungszeit soll das Klappern dienen.

Echsen und Krokodile.

Aehnliche zischende Geräusche wie die Schlangen bringen einige Echsen hervor. Die Art der Erzeugung gleicht vollkommen der bei den Schlangen. Einige Eidechsenarten sind auch mit Stimme begabt, bei einer großen Zahl fehlt aber der Kehlkopf vollständig.

Sehr laute Töne können die Krokodile von sich geben. Ihre durchdringende Stimme entsteht im Kehlkopf, der bei ihnen aus einem knorpeligen Ringe besteht, über dessen vorderer Oeffnung die Stellknorpel liegen, deren mediane Ränder membranös sind. Zugleich mit den Knorpeln können diese Stimmlippen einander genähert oder von-

einander entfernt werden. Durch Anblasen der membranösen Lippen entsteht die Stimme, die bei jungen Tieren höher als bei alten ist.

SCHOMBURG schreibt von dem kreischenden Geschrei eines verwundeten jungen Mohrenkaimans, *Champsa nigra*, und dem schauerlichen Gebrüll eines erwachsenen. Vom Gebell und Geheul der Krokodile berichtet OWEN, BREHM von dumpfem Gemurr und lautem Gebrüll. Der letztere hörte auch bei einem erregten Krokodil ein blasendes oder dumpf zischendes Schnauben. *Crocodilus biporcatus*, ein indisches Tier, ist nach MOHNIKE (130) in der Jugend mit Stimme begabt, die es in Form eines Blökens hören läßt, im Alter wird es stumm. Dasselbe berichtet HUMBOLDT (68) von den Alligatoren des tropischen Amerika.

Am Kehlkopfe des *Alligator lucius* hat JOHANNES MÜLLER durch Anblasen Töne erzeugt:

„Der Kehlkopf der Krokodile besitzt sehr starke Stimmbänder odr Labien der Glottis, welche unter sich einen geräumigen Ventrikel auf jeder Seite haben. Sie befinden sich jederseits an einem gebogenen knorpeligen Streifen, dessen vorderes und hinteres Ende vorn und hinten am oberen Umfang eines ringförmigen Knorpels befestigt sind. Diese dicken Labia geraten beim Blasen durch die Luftröhre ganz so, wie die Stimmbänder des Menschen in Schwingung. Die Töne, die ich auf diese Weise beim *Alligator lucius* erhielt, gleichen den Falsettönen der menschlichen Stimme."

Ueber Schallproduktion bei einigen Arten von *Chamaeleo* berichtet TORNIER (201) ausführlich:

„Nach ihm können die Kopflappen dieser Tiere willkürlich bewegt werden, indem Hohlräume in ihnen zusammen mit einem Kehlsack mit Luft gefüllt werden. Wird das Tier in Aufregung versetzt, so atmet es bei geschlossenem Munde durch die Nase tief ein und bläst dadurch zuerst den Körper zu einer senkrechten Scheibe auf. Beim folgenden Ausatmen wirft es die Schnauzenspitze hoch, öffnet dadurch automatisch den ‚Krahn', der aus der Luftröhre in den Kehlkopf führt, zieht durch die Protraktoren den Kehlkopf nach vorn und hebt ihn durch den Zungenbeinkörper zu den ‚Eustachlöchern' empor, die in der Ruhe stets offen stehen. Ein kräftiger Atemstoß füllt nun den Luftröhrensack und durch die Eustachlöcher die Kopflappensäcke, wodurch sich die Lappen aufrichten, während zugleich im Luftröhrensack ein Knarren erzeugt wird. Zur Fixierung der aufgeblasenen Hohlräume senkt das Tier die Schnauzenspitze, dadurch schließen sich ‚Luftröhrenkrahn' und Eustachlöcher, das Tier kann so ruhig atmen. Geht es nun aus der Schreckstellung zum Angriff über, so drückt es in dem vorher geschlossenen Munde die Zungenspitze so stark herab, daß die Kinnhaut zwischen den Unterkieferästen zu einem großen Sack gedehnt wird, zieht Zungenbein und Kehlkopf so stark zurück, daß die Luftröhre senkrecht an der Vorderseite des Brustbeins herunterzieht, wodurch sich der Luftröhrenkrahn öffnet, und öffnet den Mund und die Eustachlöcher (entweder durch Nachlassen des auf sie wirkenden Muskelzuges oder automatisch), worauf sich die Kopflappen durch die Wirkung des M. mylohyoideus, Sphincter colli und Digastricus rasch zurückschlagen. Dann öffnet es auch die Kehlkopfspalte weit, stößt die Atemluft aus und bringt im Luftröhrensack nach dem Prinzip der gedeckten Lippenpfeifen mit weichen Wänden einen Ton hervor."

Bei einem trächtigen Weibchen von *Lacerta agilis* hat Zang (214) an dem Kehlkopfhöcker hinter der Ansatzstelle der Zunge eine Oeffnung von fast 1 mm Durchmesser gefunden, die gewöhnlich bei diesen Tieren nicht vorkommt. Ob dieser Befund damit, daß ein trächtiges Weibchen beim Einfangen ein deutliches Knurren hören ließ, im Zusammenhang steht, läßt Zang dahingestellt.

Schildkröten.

Manche Schildkröten produzieren fauchende und zischende Geräusche, was schon Aristoteles bekannt war. Unsere Teichschildkröte erzeugt ein pfeifendes Geräusch, das als Paarungsruf gedeutet wird.

Molche.

Bei *Triton cristatus, Tr. taeniatus* und *Tr. alpestris* hat Landois spontane, leise quakende Laute zur Paarungszeit abends und nachts beobachtet. Leydig hatte bereits ähnliche Phonationen bei Berührung der Tiere vernommen.

Der gefleckte Salamander, *S. maculosa*, gibt nach Landois und Höfer einen Ton von sich, der wie Uik klingt und etwa in der Höhe dem a^2 entspricht.

Frösche und Kröten.

Die Phonation des Frosches geschieht durch die Schwingungen der Stimmbänder. Dabei wird die Lungenluft in Absätzen ausgetrieben. Sie entweicht aber nicht ins Freie, sondern in zwei blasenförmige Gebilde, die sich zu beiden Seiten des Kopfes ausstülpen, die Schallblasen. Diese blähen sich dabei stark auf. Durch ihre Elastizität wird die Luft dann wieder in die Lunge zurückgetrieben. So geht das Spiel hin und her. Den Froschkehlkopf kann man, wie es Johannes Müller getan hat, durch Anblasen zum Tönen bringen. Eine Stimme ist allen Froscharten eigen, auch denen, die keine Schallblasen haben. Analog der Schallbildung bei den Fröschen, die keine Schallblasen haben, geschieht die der Kröten.

Einer besonderen Beschreibung bedarf die Stimmproduktion der *Pipa dorsigera*. Sie ist von Johannes Müller untersucht worden. Er sagt:

Das Stimmorgan der männlichen *Rana pipa* (*Pipa americana*) zeigt uns eine eigentümliche Abweichung, indem die Töne hier von festen schwingenden Körpern angegeben werden. Die Luftröhre fehlt, wie bei den Fröschen überhaupt. Die Bronchien gehen sogleich aus dem Kehlkopf hervor. Dieser bildet eine von Rudolphi beschriebene große, knorpelige Lade, welche von vorn die Luft durch die Stimmritze erhält. Im Innern dieser Lade befinden sich zwei knorpelige Stäbe fast so lang, wie die Lade ist; sie sind von Mayer (Nov. Act. Nat. Cur., Vol. 12, 2, p. 541) beschrieben. Es sind keine frei sich bewegenden Schwengel, wie bei den Glocken, sondern sie sitzen mit ihrem vorderen Ende fest; ihr hinteres freies Ende liegt jederseits neben der Oeffnung des Bronchus. Diese Körper wirken wie stabförmige Zungen oder Stimmgabeln, während die gewöhnlichen Stimmorgane der Tiere membranös sind. Hält man ein dünnes Knorpelstückchen von einigen Linien Länge an einem Ende fest und bläst den Rand des anderen Endes mit einem Röhrchen an, so erhält man einen brummenden Ton, sobald der Anspruch gelingt.

D. Lautäusserungen der Fische.

Die ersten Angaben über Lautäußerungen bei Fischen finden sich bei ARISTOTELES. In seiner Tiergeschichte, IV, 9 spricht er von 6 tönenden Fischen; er nennt sie *Lyra*, *Chromis*, *Capros* (aus dem Flusse Achelaos), *Chalkeus*, *Coccyx*, *Chelidon*. *Lyra* und *Chromis* lassen eine Art von Grunzen hören, *Chalkeus* erzeugt ein schnurrendes Geräusch, *Coccyx* einen Ton, der dem Rufe des Kuckucks gleicht. Die Töne entstehen nach ARISTOTELES teils durch das Reiben der Kiemen aneinander, an denen sich dornige Stellen befinden sollen; teils verdanken sie Teilen im Bauche ihren Ursprung. „Denn ein jeglicher von ihnen enthält Luft, durch deren Reibung und Bewegung sie die Töne hervorbringen.“ *Chelidon* ist ein fliegender Fisch, der ein Fluggeräusch erzeugt.

JOHANNES MÜLLER (135) hat versucht, diese Fische mit uns bekannten zu identifizieren. *Lyra* und *Capros* haben sich nicht identifizieren lassen. Es ist wahrscheinlich, daß *Lyra* zu den Triglen gehört. Sicher gehört hierher der *Coccyx*. Bei *Chromis* handelt es sich wahrscheinlich um *Sciaena umbra* s. *aquila* CUV. *Chalkeus* ist vermutlich *Zeus faber*. *Chelidon* ist *Dactylopterus volitans*. Ueber die Beobachtungen der älteren Autoren an tönenden Fischen finden sich bei JOHANNES MÜLLER zahlreiche Angaben.

Die Lautäußerungen der Fische werden teils auf Geräusche zurückgeführt, die durch Reiben von Knochen aufeinander entstehen, teils auf Schwingungen, die durch Strömen von Luft entstehen, teils endlich auf Schwingungen der Luft in lufthaltigen Räumen, die durch Muskelaktion erregt werden. Die Durchmusterung der Literatur gibt kein vollkommen befriedigendes Bild über die Ursache der Geräusche, die von Fischen erzeugt werden; denn die Angaben sind überaus widerspruchsvoll.

Die bis jetzt bekannten tönenden Fische gehören folgenden Ordnungen mit folgenden Arten an:

(Siehe p. 306.)

Dactylopterus volitans.

Dactylopterus, der *Chelidon* des ARISTOTELES, erzeugt nicht, wie ARISTOTELES annimmt, mit seinen Flügeln ein Geräusch, sondern durch die Bewegungen seiner Kiemendeckel. JOHANNES MÜLLER (135) hat dies an einem Fische, den er in der Hand hielt, beobachtet. Jedesmal, wenn der Fisch die Kiemendeckel weit aufsperrte, erzeugte er einen Ton. Dasselbe zeigte sich, wenn er unter Wasser freiwillig den Kiemendeckel aufsperrte. Der Ton ist nach MÜLLER sehr laut und entspricht dem Ausdruck und Vokal in dem Worte Knarren. MÜLLER nimmt an, daß der Schall im Gelenke des Schläfenbeines am Schädel entstehe.

Aehnliche Geräusche konnte MÜLLER an einem *Dactylopterus orientalis*, den er in Spiritus aufbewahrt hatte, erzeugen, wenn er die Kiemendeckel aufsperrte. Er nimmt an, daß der Schall durch intermittierendes Gleiten der Gelenkflächen aufeinander entstehe, „wie wenn man mit dem auf einen Tisch aufgesetzten Finger, indem man

A. Palaeichthyes.

Ordnung: Ganoidei
Unterordnung: Lepidosteodei
Familie: Platysomiden
Gattung: *Platysomus*

B. Telelostii.

Ordnung: Acanthopterygii

Abteilung: A. perciformes
Familie: Percidae
Gattung: *Pristipoma*

Abteilung: A. sciaeniformes
Familie: Sciaenidae
Gattung: *Pogonias*
Sciaena (einschließlich *Corvina*)
Otolithus

Abteilung: A. cotto-scombriformes
Familie: Acronuridae
Gattung: *Acanthurus*

Familie: Carangidae
Gattung: *Capros*

Familie: Cyttidae
Gattung: *Zeus*

Familie: Scombridae
Gattung: *Scomber*

Familie: Cataphracti
Gattung: *Dactylopterus*

Familie: Cottidae
Gattung: *Cottus*

Abteilung: A. gastrosteiformes
Familie: Gastrosteidae
Gattung: *Gastrosteus*

Abteilung: A. centrisciformes
Familie: Centricidae
Gattung: *Centriscus*

Ordnung: Physostomi
Familie: Siluridae
Abteilung: S. homalopterae
Unterabteilung: Clariina
Gattung: *Clarias*

Abteilung: S. heteropterae
Unterabteilung: Silurina
Gattung: *Silurus*

Abteilung: S. proteroptera
Unterabteilung: Pimelodinen
Gattung: *Platystoma*
Pseudaroides

Abteilung: S. stenobranchiae
Unterabteilung: Doradina
Gattung: *Doras*
Synodontis
Euaveneus

Unterabteilung: Rhinoglanina
Gattung: *Callomystax*

Unterabteilung: Malapterurina
Gattung: *Malapterurus*

Abteilung: S. proteropodes
Unterabteilung: Hypostomatina
Gattung: *Plecostomus*

Familie: Cyprinidae
Abteilung: Cyprinina
Gattung: *Cyprinus*

Abteilung: Cobitidina
Gattung: *Cobitis*

Familie: Characinidae
Abteilung: Serrasalmoniden
Gattung: *Pygocentrus*

Ordnung: Plectognathi
Familie: Sclerodermi
Unterabteilung: Triacanthinae
Gattung: *Triacanthus*

Unterabteilung: Balistinae
Gattung: *Balistes*
Monocanthus

Unterabteilung: Ostraciontinae
Gattung: *Ostracion*

Familie: Gymnodontes
Unterabteilung: Tetrodontes
Gattung: *Tetrodon*

Unterabteilung: Molina
Gattung: *Orthagoriscus*

Ordnung: Salmoniden
Familie: Anguilla

ihn federnd fortschiebt, ein lautes Schnurren hervorbringt, oder wie das Knarren einer Tür in den Angeln erfolgt". Eine zweite Stelle, an der ein Knarren entstehen könnte, ist nach Müller die Verbindung des Backenknochens mit dem Vordeckel, die durch Vermittelung eines besonderen kleinen Knochenstückes zwischen beiden erfolgt. Auch dieses kann man durch Bewegung des Schläfenapparates zuweilen zum Knacken bringen. An der Schwimmblase hat Müller nichts gefunden, was Töne hervorbringen könnte. Nach Sörensen (193—197) entsteht der Schall dadurch, daß sich das Os hyomandibulare am Schädel reibt.

Trigla.

Das Grunzen der Triglen ist den Fischern bereits lange bekannt. Während von diesen berichtet wird, daß diese Fische auch im Wasser Töne von sich geben, ist bisher niemals ein Naturforscher Zeuge des Tönens im Wasser gewesen. Daß die Triglen, wenn sie gefangen worden sind, in der Luft einen knurrenden Ton von sich geben, ist von zahlreichen Beobachtern gehört worden, so von Cuvier, Yarrel, Kroyer, v. Martens, Risso, Johannes Müller. Dieser beschreibt das Geräusch einer *Trigla gurnardus*, die er auf der Helgoländer See beobachtet hat. „Die lebende *Trigla* lag in meinem Boote, und ich hörte sie mehrmal laut in der Luft knurren. Jedesmal beim Knurren schwoll der Vorderbauch, seitlich hinter dem Schultergürtel an und ich fühlte dort mit dem hinter dem Schultergürtel angelegten Finger beim Knurren einen Druck. Ich konnte durch die Bewegung der Kiemendeckel keinen Ton hervorbringen weder an dem lebenden Fisch, noch an dem toten. Bei der Sektion fand ich in der Schwimmblase nichts vor, was die Entstehung von Tönen erklären könnte."

Dugès (34) leitet das Knurren in der Luft bei *Trigla hirundo* von einem Austreiben der Luft aus der Kiemenhöhle bei geschlossenem Kiemendeckel am oberen Teil der Kiemenspalte her. Durch Erweiterung der Kiemenhöhle und nachfolgendes Zusammendrücken konnte er einen Schall erzeugen, der wie Vou oder wie Crau klang. Er soll dadurch entstehen, daß der obere Teil des Kiemendeckels scharf ausgeschnitten und durch eine häutige Klappe ausgefüllt ist, die beim Entweichen der Luft vibriert. Johannes Müller hat diese Beobachtung bestätigt. Er erhielt auch Töne, wenn er jene Stelle schloß, die Kiemenhaut an die Wand der Kiemenspalte andrückte und dann den Kiemendeckel plötzlich abzog. Der Ton entstand in dem Moment, in dem die Kiemenhaut sich von der Wand der Kiemenspalte entfernte. Wenn er den Unterkiefer unter Andrücken an die Gelenkfacette bewegte, so erhielt er zuweilen ein Knurren.

Eine abweichende Meinung über die Ursache der Töne bei den Triglen hat Dufossé (33). Ihm hat sich Sörensen (193—197) angeschlossen. Nach ihnen ist die Ursache des Geräusches im Muskelton der Intercostalmuskeln zu suchen, der durch die Resonanz der Schwimmblasenluft verstärkt werde. Man kann nach ihm während des Brummens die Erschütterungen fühlen. Ausrottung der Schwimmblase hebt das Brummen auf, nur ein Schnurren in den Intercostalmuskeln bleibt, das aber nach Resektion der Nerven auch wegfällt.

Nach Moreau (131, 132) und Milne-Edwards (125) liegt die Ursache für das Geräusch in Bewegungen der Schwimmblasenluft, welche durch einen Spalt aus einer Abteilung der Blase in die andere getrieben werden soll und dabei das Geräusch erzeugt. Die Tonhöhe ist nach Dufossé h^1 bis d^2 bei *Trigla lyra*, a^3 bis c^3 bei *Tr. cataphracti*.

Moreau (131, 132) beschreibt speziell für *Trigla hirundo* Züge quergestreifter Muskulatur um die Schwimmblase. Diese Muskeln werden nach ihm von zwei Nerven versorgt, die unterhalb der Pneumogastrici dicht am ersten Dorsalnervenpaar entspringen. Durch Reizung der Nerven kann Moreau die Fische zum Tönen bringen. Nach Eröffnung der Schwimmblase sieht er die Ursache des Geräusches in Form von Schwingungen eines Diaphragmas, das die beiden Hälften der Schwimmblase voneinander trennt. Die Schwingungen des Diaphragmas kommen dadurch zustande, daß Luft aus der einen Abteilung der Blase unter Wirkung jener Muskeln durch es hindurchgetrieben wird. Analoge anatomische Verhältnisse findet Moreau (131, 232) bei *Zeus faber*.

Dagegen wollen Dufossé (33) und Sörensen (193—197) bei *Zeus faber* das Geräusch durch resonatorische Verstärkung von Muskelvibrationen durch die Schwimmblasenluft erklärt wissen.

Cottus scorpius.

Der Ton des Knurrhahnes ist von Cuvier und Kroyer beobachtet, von Landois (101) näher untersucht. Er hat beobachtet, daß die Tiere im Wasser und in der Luft knurren können, im Wasser aber weniger laut. Wenn das Tier sein Geräusch hören läßt, so sieht man es eine heftige Bewegung ausführen: die Pektoralflossen werden gehoben und vorwärts bewegt, die Muskelbündel ihrer Wurzel sieht man zucken. Bei der Auskultation des Tieres ist der Schall am lautesten auf dem Schlüsselbein, das der Pectoralflosse als Stütze dient. Bei künstlicher Reizung des Tieres tritt das Knurren ein, wenn Bewegung der Pectoralflosse durch den Induktionsstrom bewirkt wird. Sukzessive Resektion beider Kiemendeckel, des gesamten Kiemenapparates samt der Schlundknochen, der Scheidewand, welche Kiemenhöhle von den Abdominalhöhle trennt, schwächten sukzessive den Ton, ohne ihn zu vernichten. Dagegen wurde er fast unhörbar, wenn das Schlüsselbein ausgerottet wurde. Landois faßt die Töne auf als Muskeltöne, die durch die Resonanz der gesamten Kopfteile, die bei diesen Tieren eine unverhältnismäßig große, ziemlich starrwandige Höhle umfassen, verstärkt werden. Während des Knurrens sieht man bei integren Tieren, daß die gesamte Schlundkiemenhöhle sich zu einem umfangreichen Raum gestaltet. Für einen Muskelton spricht nach Landois auch der Umstand, daß der Knurrton bei Vermehrung der Reizfrequenz in die Höhe geht. Er stieg von e auf g bei Vergrößerung der Reizfrequenz. Wie groß diese war, ist nicht angegeben. Eine Schwimmblase hat *Cottus* nicht.

Landois vermutet, daß bei den Triglen analoge Verhältnisse vorliegen, nur daß hier die Schwimmblase als weiterer Resonanzraum hinzukomme. Dufossé (33) hat diese Meinung bereits vor Landois vertreten (für *Trigla lyra* und *Tr. cataphracta*). Er nimmt an, daß die Intercostalmuskeln die Schallerzeuger seien (s. oben).

Bei *Cottus grunnieus* beschreibt Buchanan ein krachendes Geräusch, das auftritt, wenn der Fisch erschreckt wird.

Abweichend hiervon will Sörensen (193—197) die Schallerzeugung durch Reibung zwischen Os hyomandibulare und Praeoperculum erzeugt wissen. Die Beobachtungen Landois' (101) sind ihm nicht bekannt. Sörensen (193—197) nimmt an, daß das Geräusch ähnlich zustande komme wie dasjenige, das man durch Reiben mit einem nassen Pfropfen auf Spiegelglas erzeugen kann.

Sciänoiden.

Die berühmtesten tönenden Fische gehören zu der Familie der Sciänoiden und zwar den Gattungen *Sciaena, Otolithus, Corvina, Pagonias.* Sie tönen nicht nur, wenn sie aus dem Wasser gezogen werden, sondern auch unter dem Wasserspiegel.

Duhamel (35) berichtet, daß eine der größten, die *Sciaena umbra* s. *aquila*, die Maigre der Franzosen, den Fischern ihre Nähe durch einen lauten Ton ankündige. Auch Cuvier (27) berichtet, daß sie ein Grunzen hören lassen, stärker als das der Triglen. Nach Angabe der Fischer ist das Geräusch stark genug, um 20 Klafter unter Wasser gehört zu werden. Die Fischer lassen sich bei den Fischfängen durch dieses Geräusch leiten, indem sie das Ohr an die Bootswand anlegen. Es wird auch berichtet, daß die Männchen allein das Geräusch zur Zeit der Brunst erzeugen.

Otolithus regalis macht nach Mitchills Bericht, der sich auf Angaben von Fischern stützt, unter Wasser ein dumpfes, rumpelndes oder trommelndes Geräusch.

Corvina grunnieus erzeugt Geräusche, wenn sich ihm ein Boot nähert (Schombourgk, 179). Analog verhalten sich *Corvina rhonchus* und *Corvina ocellata.*

Pristipoma Jubelini, Pr. cora, Pr. gueraca.

Bei diesen Fischen haben Plée (bei *crocro*) und Forster (48) (bei *gueraca*) einen grunzenden Ton gehört, nachdem die Fische aus dem Wasser gezogen waren.

Pogonias chromis und fasciatus.

Die Drumfische scheinen sowohl im Wasser wie außerhalb desselben Geräusche erzeugen zu können. Mitchill (126) berichtet das erstere, Schöpf (178) das letztere. Nach ihm kommt der Name Drum von dem hohlen dumpfen Tone, den der Fisch unter Wasser von sich gibt. Nach ihm sammeln sich die Fische um den Schiffsboden, und man kann in stillen Nächten ihre Musik hören. Nach Dekay (30) vergleichen die Fischer die Töne einer Schar von Drumfischen fernem Trommelschall. Wenn man einen Fisch aus dem Wasser zieht, so soll es klingen, als ob zwei Steine aufeinander gerieben würden. Dekay nimmt an, daß die Töne von dem Reiben der großen Schlundzähne aufeinander herrühren. Dieser Ansicht hat sich Duvernoy (36) angeschlossen. Müller konnte durch Bewegung der Kiemendeckel an *Pogonias fasciatus* keinen Schall erzeugen.

Tetrodon mola, Orthragoriscus mola erzeugen nach Dufossé (33)

Geräusche, die dem Zähneknirschen des Schweines ähnlich sind, durch Reibung der Intermaxillarzähne aneinander. Dufossé hat diese Bewegungen beobachtet.

Synodontis.

Der Nilfisch *Synodontis* gibt nach Geoffroy St. Hilaire (50) unter Wasser ein Geräusch von sich, das durch die Bewegungen der Stacheln hervorgerufen wird. Valenciennes (27) bestreitet diese Erklärung und will das Geräusch durch Bewegung der Schwimmblasenluft erklärt wissen. Johannes Müller (135) hingegen konnte mit Lepsius und Peters an *Synodontis* leicht feststellen, daß Bewegungen des großen Stachels der Brustflosse ein lautes knarrendes Geräusch erzeugten. Dieses hat, wie Müller weiter feststellte, seinen Sitz in dem Gelenk der Flosse und entsteht dadurch, daß die Gelenkfläche des Stachels auf der Gelenkgrube vibrierend gleitet, wenn der Stachel ab- oder adduziert werden soll. Die Töne von Synodonten, die sich außerhalb des Wassers befanden, sind nach Peters ein dumpfes Knurren.

Analoge Beobachtungen hat Sörensen (193—197) gemacht. Nach ihm trägt in der Pectoralflosse verschiedener Siluriden — *Doras*, *Synodontis*, *Euanemus*, *Pseudaroides*, *Clarias*, *Platysoma*, *Silurus*, *Plecostomus* — der erste Stachel eine besondere Apophyse von der Form eines Kammes. Diese reibt in einer Vertiefung, die dem Humerusgelenk entspricht (Cuvier, 26). Der Ton wird auch nach Sörensen sowohl bei Vorwärts- wie bei Rückwärtsbewegung des Stachels erzeugt. Eine anhaltende Hin- und Herbewegung erzeugt ein anhaltendes Geräusch, eine einfache Hin- und Herbewegung einen kurzen knackenden Ton. Bei *Doras* ist nach Sörensen das Geräusch auf 10—15 m Entfernung zu hören. Analoge Verhältnisse finden sich an den Dorsal- und Analdornen. Auch bei *Balistes*, *Monocanthus*, *Capros*, *Acanthurus*, *Tricanthus*, *Centriscus*, *Anaroides*, *Gasterosteus* hat Sörensen ähnliches beobachtet. Er nimmt an, daß die Geräusche als Schreckmittel dienen.

Cobitis fossilis.

Ueber die Töne, welche der Schlammpeitzger erzeugt, sagt Johannes Müller (135):

„Niemals hörte ich diese Töne aus dem Wasser, aber sehr leicht, wenn man das Tier in Händen hält. Sie klingen sehr hoch, so daß ich es ganz richtig finde, wenn schon Agricola und Massigli den Laut als sonum acutum, Baltner als sonum sibilum bezeichneten. Es ist so etwas zwischen dem Ton eines lautbaren Kusses und dem Quieken einer Maus. Bei der Beweglichkeit der Tiere und bei der Bedeckung des Mauls durch die Bartfäden hat es mir nicht gelingen wollen, zu beobachten, ob das Maul und was überhaupt bei der Tonbildung beteiligt ist. Vielleicht rührt der Ton von einer Saugbewegung des Mundes her. Unser Wärter beim anatomischen Museum, der die Schlammpeitzger seit vielen Jahren täglich um sich hat, versichert, daß sie im Wasser die Gewohnheit haben, sich mit dem Maul an den Steinen festzusaugen, und daß er dies oft bei solchen, die in Gläsern

aufbewahrt werden, gesehen habe. Da der Peitzger Luft verschluckt, so fragt es sich auch, ob die Töne durch Ausstoßen verschluckter Luft entstehen.“ Analoge Beobachtungen haben LANDOIS (101) und DUFOSSÉ (33) gemacht.

Außerdem erzeugen die Tiere noch kollernde Geräusche, die mit dem Ausstoßen der Gase aus dem Maule oder After der Tiere entstehen (BLOCH, 7; SCHNEIDER, 177; LANDOIS, 101).

Blasende Geräusche, die vom Entweichen von Luft aus einer der Körperöffnungen herrühren, beschreibt DUFOSSÉ (33) außerdem bei *Silurus glanis*, *Cobitis barbatula*, *C. taenia*, *Cyprinus barbus*, *C. carpio*, *C. Dobula*.

Hauchende Geräusche, die durch Austreiben von Luft aus dem Munde an der Oberfläche des Wassers erzeugt werden, hat DUFOSSÉ bei Anguillen gehört. Unter Wasser nimmt die Intensität dieser Geräusche ab. Versuche, durch Einblasen von Luft und nachträgliches Herausdrücken die Geräusche zu erzeugen, gelangen DUFOSSÉ. Nach ihm entstehen diese Geräusche unter normalen Verhältnissen dadurch, daß das Tier willkürlich aus dem Lobus posterior der Schwimmblase durch den Canalis pneumaticus Luft austreten läßt.

VALENCIENNES (27) berichtet, daß auch die Barbe, *Cyprinus barbus*, unter Wasser einen Ton hören lasse, wenn sie beunruhigt wird, namentlich, wenn man sie stark mit den Händen drückt. Der Ton entsteht nach ihm durch Entweichen von Luft aus der Schwimmblase. JOHANNES MÜLLER (135) hält diese Erklärung nicht für wahrscheinlich, weil der Luftgang bei den Cypriniden zu eng sei, um durch eine plötzliche Austreibung von Luft aus der Schwimmblase einen Ton zu verursachen. Er konnte durch Zusammendrücken der Schwimmblase, die mit dem Schlund ausgeschnitten worden war, keine Töne erzeugen. Auch an Barben, die er in Gefangenschaft hielt, hat MÜLLER niemals Töne beobachtet. Dagegen liegen widersprechende Angaben von DUFOSSÉ (s. oben) vor.

Cyprinus tinca erzeugt nach FABRICIUS AB AQUAPENDENTE ein Geräusch, indem er durch Oeffnung des Maules die aneinanderliegenden Lippen trennt. Analoge Beobachtungen machte auch CARDANUS.

Scomber brachyurus erzeugt nach DUFOSSÉ (33) knarrende Geräusche durch Reibung der oberen und unteren Schlundknochen aneinander.

Callomystax gagata.

Ein Stridulationsorgan fand HADDON (60) bei *Callomystax gagata*, einem Fische aus der Gattung der Siluriden. Korrespondierende Knochenteile der vorderen Wirbelsäulengegend zeigten eine feilenartige Ausbildung, so daß die rauhen Flächen bei Bewegungen einen Ton geben könnten. Das Gehörorgan dieser Fische soll besonders gut entwickelt sein. Ein Geräusch ist bei dem Tier nicht beobachtet.

Auf Grund einer eingehenden Untersuchung ist SÖRENSEN (193—197) zu dem Resultat gekommen, daß die Schwimmblase häufig an der Produktion von Geräuschen beteiligt ist. BRIDGE und HADDON (11, 12)

haben an seinen Ausführungen Kritik geübt und kommen zu dem Resultat, daß eine Schallproduktion im Sinne Sörensens (193—197) höchstens bei einigen Siluriden und Cypriniden stattfinden könne, daß aber im allgemeinen die Schwimmblase keinen oder geringen Anteil an der Schallproduktion habe.

Nach Sörensen hängen bei *Doras maculosus* die Töne, welche der Fisch erzeugt, ab von den Kontraktionen eines Muskels, der vom Occipitalbein zu den federnden Knochen des Weberschen Apparates zieht, welcher die Schwimmblase stützt. Die Luft derselben gerät in Mitschwingungen. Durch Ausrottung der Schwimmblase werden die Töne nicht vollständig vernichtet, weil durch die federnden Knochen noch ein geringer Schall erzeugt wird. Die Schwimmblasentöne sind nach Sörensen lauter als die Flossentöne (s. oben), können aber nicht von ihnen getrennt werden, weil der Fisch beide gleichzeitig erzeugt. Analoge Verhältnisse findet man nach Sörensen bei *Platystomus* und *Pseudaroides.* Diese Art der Tonerzeugung durch Resonanz der Schwimmblasenluft auf Muskelvibrationen ist nach Sörensen auf die stenobranchen Siluriden beschränkt. Unter den Characiniden hat *Pygocentrus* einen Muskel, der sich am Proc. transversus des 5. und 6. Wirbels und an der Schwimmblase inseriert. Mit Hilfe von Muskeln, die mit dem Schultergürtel in Verbindung stehen, erzeugen nach Sörensen *Tetrodon, Balistes, Monocanthus, Tricanthus, Ostracion* Töne. Nach dem anatomischen Bau sollte man eine Erzeugung von Tönen vermuten bei *Macrurus* und *Gadus* sowie bei *Phycis*, *Batrachus*, *Holocentrum*, *Microsporon*, vielleicht auch bei *Holocanthus* und bei Pristipomatiden. Sörensen kommt zu dem Resultat, daß es nur wenig Fische gibt, von denen man sagen darf, daß die Schwimmblase keine Geräusche erzeugen kann. Seiner Meinung hat sich neuerdings Guyénot (59) angeschlossen auch hinsichtlich der Entstehung des Geräusches.

Nach Sörensen (193—197) werden die Schwimmblasengeräusche zum Zwecke der geschlechtlichen Anlockung erzeugt. Das Geräusch von *Doras maculosus* kann man in der Luft auf 35 m Entfernung hören.

Literatur.

Wirbeltiere.

1. **Agricola,** *De animant. subterraneis.*
2. **Aldrovandus,** *Ulyssis Aldovrandi Ornithologia, Bonn 1600.*
3. **Anderson,** *Proc. Zool. Soc., 1871.*
4. **Aristoteles,** *Historia animalium 4.*
5. **Ballantus,** *De Bononiensi Sc. et Art. instit. atque acad. comment., Vol. 6 (1783).*
6. **Bartels, P.,** *Ueber die Nebenräume der Kehlkopfhöhle. Ztschr. f. Morphol. u. Anthropol., Bd. 8 (1904), p. 11 (Anat.).*
7. **Bloch,** *Naturgeschichte der Fische Deutschlands.*
8. **Du Bois-Reymond, R.,** *und* **Katzenstein, S.,** *Ueber die Wirkung der Atemreize auf den Kehlkopf. Arch. f. Laryngol., Bd. 14 (1903), p. 107.*
9. **Bonhöffer, K.,** *Ueber einige physiologische Eigenschaften dünn- und dickfaseriger Muskeln bei Amphibien. Pflügers Arch., Bd. 47 (1890), p. 125.*
10. **Breisacher L.,** *und* **Gützlaff, T.,** *Versuche am Nervus laryngeus superior des Pferdes. Ctbl. f. Physiol., Bd. 5 (1891), p. 273.*
11. **Bridge, T. W.,** *The air bladder and its connection with the auditory organ in Notopterus borneensis. Journ. Linn. Soc., Vol. 27 (1900), p. 503—540.*
12. — *and* **Haddon, A. C.,** *Contributions to the anatomy of fishes, I and II. The air-bladder and Weberian ossicles in the Siluridae. Proc. Roy. Soc., London,*

Vol. 46 (1890), p. 309—328; Vol. 52 (1892), p. 139—157; Philos. Transact. Roy. Soc., B Vol. 184 (1893), p. 65—333.
13. ***Broeckaert, J.,*** *Trans. med., Vol. 2 (1895).*
14. — *Bemerkungen zu den Aufsätzen der Herren Dr. Dorendorf und Prof. P. Schultz: „Ueber die zentripetale Leitung des Nervus recurrens" und Prof. P. Schultz: „Die Beteiligung des Sympathicus an der Kehlkopfinnervation." Arch. f. Laryngol., Bd. 16 (1904), p. 542.*
15. ***Bruns,*** *Die Laryngologie, 1885.*
16. ***Buchanan,*** *Fishes of the Ganges.*
17. ***Burger, H.,*** *Ueber die zentripetale Leitung des N. laryngeus inferior und die pathologische Medianstellung des Stimmbandes. Berl. klin. Wochenschr., 1892, p. 746.*
18. — *Zur Stimmbandstellung nach Rekurrensdurchschneidung und zur Frage der Posticuslähmung. Arch. f. Laryngol., Bd. 9 (1899), p. 203.*
19. — *Die experimentelle Rekurrensparalyse und die experimentelle Posticusausschaltung. Onderzoek. Physiol. Labor., Utrecht, 5 Reeks, Bd. 1 (1899), p. 268.*
20. ***Burkart, R.,*** *Ueber den Einfluß des N. vagus auf die Atembewegungen. Pflügers Arch. Bd. 1 (1868), p. 107.*
21. — *Ueber die zentripetale Leitung im N. vagus und speziell in N. laryngeus inferior. Berl. klin. Wochenschr., 1892, p. 973.*
22. ***Cagniard-Latour,*** *L'Institut, T. 5 (1837), p. 394; Ann. d. Sc. nat., T. 7, p. 180; T. 8 (1837), p. 319.*
23. ***Cardanus,*** *De rer. var., T. 1, p. 7 et 38.*
24. ***Chauveau, A.,*** *Vitesse de propagation des excitations dans les nerfs moteurs des muscles de la vie animale, chez les animaux mammifères. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc., T. 87 (1878), p. 138.*
25. ***Cohen-Tervaert,*** *Internat. Ctbl. f. Laryngol., 1886.*
26. ***Cuvier, G.,*** *Leçons d'anat. comparée, Paris 1805, 1846.*
27. — *et* ***Valenciennes,*** *Hist. nat. des poissons, Paris 1828—48.*
28. ***Darwin, C.,*** *Ausdruck der Gemütsbewegungen.*
29. — *Abstammung des Menschen.*
30. ***Dekay,*** *Nat. hist. of New York, Albany, 1842.*
31. ***Deditius, K.,*** *Beitrag zur Akustik des Stimmorgans der Sperlingsvögel. Verhandl. d. 5. Internat. Zool. Kongr., 1902, p. 629; Journ. f. Ornith. Bd. 50 (1902), p. 101.*
32. ***Dorendorf*** *und* ***Schultz, P.,*** *Ueber die zentripetale Leitung des Nervus recurrens. Arch. f. Laryngol., Bd. 15 (1904), p. 217.*
33. ***Dufossé, M.,*** *Des divers phénomènes physiologiques nommés voix des poissons ou de l'ichthyopsophose. Compt. rend. de l'Acad., 15. Febr. 1858. — Rapport sur un mémoire de M. Dufossé relatif à la voix des poissons (M. M. Valenciennes, Coste, Cl. Bernard, Duméril, rapporteurs). Compt. rend., 29. März 1858, 6. Dez. 1858, 17. Febr. 1862, 14. Jan. 1864, 30. April 1866. — Sur les bruits et les sons expressifs que font entendre les poissons. Compt. rend., 2. Juni 1872, 4. Nov. 1872. — Recherches sur les bruits et les sons expressifs que font entendre les poissons d'Europe et sur les organes producteurs de ces phénomènes acoustiques ainsi que sur les appareils de l'audition de plusieurs de ces animaux. Ann. d. Sc. nat. Zool. et Palaeont., (5) T. 19, Art. 5; T. 20, Art. 3.*
34. ***Dugès,*** *Traité d. Physiol. comp., Montpellier 1838.*
35. ***Duhamel,*** *Traité des pêches.*
36. ***Duvernoy,*** *s. Cuvier.*
37. ***Ewald, J. R.,*** *Zur Physiologie des Labyrinths. Pflügers Arch., Bd. 63 (1896), p. 521.*
38. ***Exner, S.,*** *Die Innervation des Kehlkopfes. Sitz.-ber. d. Wien. Akad., 3. Abt., math.-naturwiss. Kl., Bd. 89 (1884), p. 63.*
39. — *Bemerkungen über die Innervation des Musculus cricothyreoideus. Pflügers Arch., Bd. 43 (1888), p. 22.*
40. — *Ein physiologisches Paradoxon betreffend die Innervation des Kehlkopfes. Ctbl. f. Physiol., Bd. 3 (1889), p. 115.*
41. — *Zur Kenntnis von der Innervation des Kehlkopfes. Ebenda, Bd. 2 (1889), p. 629.*
42. — *Ueber Sensomotilität. Pflügers Arch., Bd. 48 (1891), p. 592.*
43. — *Zur Kenntnis des Nervus laryngeus superior des Pferdes. Ctbl. f. Physiol., Bd. 5 (1891), p. 589.*
44. — *Zur Kontroverse über den N. laryngeus superior des Pferdes. Ebenda, Bd. 4 (1891), p. 737.*

45. **Fabricius ab Aquapendente,** *De brutorum loqueta. Opera omnia, Leipzig 1687.*
46. **Ferrein,** *Mém. de l'Acad. d. Sc, 1741.*
47. **Fick,** *Vergleichende anatomische Studien an einem erwachsenen Orang-Utan. Arch. f. Anat. (u. Physiol.), 1895.*
48. **Forster,** *Descriptiones animalium. Berlin 1854.*
49. **Fränkel, B.,** *und* **Gad, J.,** *Versuche über die Ausfallserscheinungen der Stimmbandbewegung bei Abkühlung des Nervus recurrens. Ctbl. f. Physiol., Bd. 3 (1889), p. 49.*
50. **Geoffroy St-Hilaire,** *Descript. de l'Égypte.*
51. **Goltz, F.,** *Ueber die Verrichtungen des Großhirns. Pflügers Arch., Bd. 34 (1884), p. 450; Bd. 42 (1888), p. 419; Bd. 51 (1892), p. 570.*
52. **Grabower,** *Das Wurzelgebiet der motorischen Kehlkopfnerven. Ctbl. f. Physiol., Bd. 3 (1890), p. 505.*
53. **Grossmann, M.,** *Ueber die Atembewegungen des Kehlkopfes. Sitz.-ber. d. Wien. Akad., math.-naturwiss. Kl., 3. Abt., Bd. 98 (1889), p. 385.*
54. — *Ztschr. f. klin. Med., Bd. 32.*
55. — *Experimentelle Untersuchungen über die funktionelle Ausschaltung einzelner Muskeln, bzw. Muskelgruppen des Kehlkopfes. Pflügers Arch., Bd. 73 (1898), p. 184.*
56. **Grützner, P.,** *Breslauer ärztl. Ztschr., Bd. 5 (1883), p. 190.*
57. — *Ergebn. d. Physiol., 1902, II. Abt., p. 473.*
58. **Günther,** *Ztschr. f. d. ges. Tierheilk., 1834.*
59. **Guyénot, E.,** *Les fonctions de la vessie natatoire des poissons téléostéens. Bull. Soc. France-Belge, T. 43 (1909), p. 203.*
60. **Haddon, A. C.,** *On the stridulating apparatus of Callomystax gagata. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. 15 (1881), p. 322.*
61. **Häcker, V.,** *Der Gesang der Vögel, Jena 1900.*
62. **Hérissaut,** *Mém. de l'Acad. des Sc. Paris, 1756.*
63. **Hooper, F. H.,** *Experimental researches on the tension of the vocal bands. Physiol. Laborat. Harvard Med. School, Boston 1883.*
64. — *The respiratory function of the human larynx. New York. med. Journ., 1885, 4. Juli.*
65. — *The anatomy and physiology of the recurrent laryngeal nerves. Ebenda, 1887, Juli, August.*
66. — *Effects of varying rates of stimulation on the action of the recurrent laryngeal nerves. Ebenda, 1887, 26. November 1888.*
67. **Howell, W. H.,** *and* **Huber, G. C.,** *Physiology of the communicating branch between the superior and the inferior laryngeal nerves. Journ. of Physiol., Vol. 12 (1891), p. 5.*
68. **Humboldt,** *Recueil d'Observ. de Zool., T. 1.*
69. **Hyrtl,** *Lehrb. d. Anat., 1884, p. 747.*
70. **Iwanow, E.,** *Ueber die corticalen und subcorticalen Zentren für Bewegung der Stimmbänder und des Larynx. (Russisch.) Referat in Neurol. Ctbl., 1899, p. 1025.*
71. **Jeanselme, E.,** *et* **Lermoyez, M.,** *Étude sur contractilité post mortem et sur l'action de certains muscles, d'après des expérienes faites sur des cadavres de cholériques. Arch. d. Physiol. norm. et path., T. 2 (1885), p. 109.*
72. **Jelenffy,** *Der Musculus vocalis und die Stimmregister. Pflügers Arch., Bd. 22 (1880), p. 50.*
73. — *Ueber die elektrische Kontraktilität der Larynxmuskeln nach dem Tode und den Aethereffekt. Berl. klin. Wochenschr., 1888, p. 522.*
74. — *Zur Anatomie, Physiologie und Pathologie der Larynxmuskeln. Ebenda, 1888, p. 680. 708. 728.*
75. **Jurasz, A.,** *Zur Frage nach der Wirkung der Mm. thyreocricoidei. Arch. f. Laryngol., Bd. 12 (1902), p. 61.*
76. **Kalischer, O.,** *Das Großhirn der Papageien in anatomischer und physiologischer Beziehung. Anh. zu den Abh. d. Königl. preuß. Akad. d. Wiss., 1905.*
77. **Katzenstein, J.,** *Ueber die Medianstellung des Stimmbandes bei Recurrenslähmung. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1892, p. 162; Virchows Arch., Bd. 128 (1892), p. 48.*
78. — *Ueber die Innervation des M. cricothyreoideus. Virchows Arch., Bd. 130 (1892), p. 316.*
79. — *Weitere Mitteitungen über die Innervation des M. cricothyreoideus. Ebenda, Bd. 136 (1894), p. 203.*
80. — *Weitere Mitteilung über den Nervus laryngeus medius. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1894, p. 192.*
81. — *Untersuchungen über den N. recurrens und sein Rindenzentrum. Arch. f. Laryngol., Bd. 10 (1900), p. 288.*

82. **Katzenstein, J.**, *Ueber ein neues Hirnrindenfeld und einen neuen Reflex des Kehlkopfes. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1905, p. 396.*
83. — *und* **du Bois-Reymond, R.**, *Ueber stimmphysiologische Versuche am Hunde. Ebenda, 1905, p. 551.*
84. — *Ueber Brust- und Falsettstimme. Ztschr. f. klin. Mediz., Bd. 62 (1907), p. 241.*
85. — *Ueber Probleme nnd Fortschritte in der Erkenntnis der Vorgänge bei der menschlichen Lautgebung nebst Mitteilung einer Untersuchung über den Stimmlippenton und die Beteiligung der verschiedenen Räume des Ansatzrohrs bei dem Aufbau der Vokalklänge. Passow-Schäfers Beitr., Bd. 3 (1909), p. 291.*
86. — *Ueber Probleme und Fortschritte in der Erkenntnis der Vorgänge bei der menschlichen Lautgebung. Ebenda, Bd. 3 (1910), p. 291.*
87. — *Ueber Brust-, Mittel- und Falsettstimme. Ebenda, Bd. 4 (1910), p. 271.*
88. **van Kempelen,** *Mechanik der menschlichen Sprache. Wien 1791.*
89. **Klemperer, F.**, *Experimentelle Untersuchungen über Phonationszentren im Gehirn. Arch. f. Laryngol. Bd. 2 (1895), p. 329.*
90. — *Ueber die Stellung des Stimmbandes nach Ausschaltung des Musc. cricoarytaenoideus posticus. Pflügers Arch., Bd. 74 (1899), p. 272.*
91. **Kohlbrugge, J. H. F.**, *Der Larynx und die Stimmbildung der Quadrumana. Nat. Tijd. Nederl. Indie Batavia, Deel 55, p. 33—56.*
92. **Kokin, P.**, *Ueber die sekretorischen Nerven der Kehlkopf- und Luftröhrenschleimdrüsen. Pflügers Arch., Bd. 63 (1896), p. 622.*
93. **Krause, H.**, *62. Vers. deutscher Naturf. u. Aerzte, 1869.*
94. — *Ueber die zentripetale Leitung des Nervus laryngeus inferior und die pathologische Medianstellung des Stimmbandes. Berl. klin. Wochenschr., 1892, p. 478.*
95. — *Ueber die Beziehungen der Großhirnrinde zu Kehlkopf und Rachen. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1884, p. 203.*
96. — *Zur Frage nach der Posticuslähmung. Ebenda, 1899, p. 77.*
97. **Kreidl, A.**, *Experimentelle Untersuchungen über das Wurzelgebiet des Nervus glossopharyngeus, Vagus und Accessorius beim Affen. Sitz.-ber. d. Wien. Akad., Math.-naturwiss. Klasse, 3. Abt., Bd. 106 (1897), p. 197.*
98. **Kuttner, A.**, *und* **Katzenstein, J.**, *Zur Frage der Posticuslähmung, I. Arch. f. Laryngol., Bd. 8 (1898), p. 181.*
99. — — *Experimentelle Beiträge zur Physiologie des Kehlkopfes. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1899, p. 274.*
100. **Lacepède,** *Hist. nat. des poissons.*
101. **Landois,** *Tierstimmen, Freiburg i. Br. 1874.*
102. **Lazar,** *Ueber doppelseitige Lähmung der Glottiserweiterer. Diss., Breslau 1879.*
103. **Legallois,** *Expériences sur le principe de la vie, Paris 1812; Oeuvres, T. 1, Paris 1824.*
104. **Lehfeld,** *Nonnulla de vocis formatione, Berlin 1835.*
105. **Lesbre, F. X.,** et **Maignon, F.**, *Sur l'innervation motrice du muscle cricothyroïdien. Compt. rend. Soc. Biol., T. 64 (1908), p. 21.*
106. — — *Effets moteurs sur le larynx de l'excitation unilatéral du récurrent. Ebenda, Bd. 64 (1908).*
107. **Liscovius,** *Physiologie der menschlichen Stimme, Leipzig 1846.*
108. **Livon, C.**, *Actions des nerfs récurrents sur la glotte. Arch. d. Physiol. norm. et path., 1890, p. 587.*
109. — *Innervation du muscle cricothyréoidien. Arch. d. Physiol. et Path. gén., T. 23 (1891), p. 198.*
110. **Lönnberg, E.**, *Zur Kenntnis des Kehlsackes beim Renntier. Anat. Anz., Bd. 21 (1902), p. 467.*
111. **Longet,** *Traité de physiologie, T. 2, Paris 1869.*
112. **Luc,** *Les névropath. laryngées, Paris 1892, p. 33.*
113. **Lüscher, F.**, *Ueber die Innervation des Schluckaktes. Ztschr. f. Biol., Bd. 35 (1897), p. 192.*
114. **Malgaigne,** *Arch. gén. de Méd., T. 25 (1831).*
115. **Mandelstamm, B.**, *Studien über Innervation und Atrophie der Kehlkopfmuskeln. Sitz.-ber. d. Wien. Akad., 3. Abt., Math.-naturw. Klasse, Bd. 85 (1882), p. 83.*
116. **Marage,** *Études des vibrations laryngéennes. Compt. rend. de l'Acad. des Sc T. 148 (1909), p. 936.*
117. **Marrigli,** *Donutius, Haag 1726.*
118. **Martel,** *Arch. de Physiol. norm. et pathol., T. 1, p. 582.*
119. **Masini, G.**, *Recherches sur la fonction de certain muscles du larynx. Arch. ital. d. Biol., T. 14 (1891), p. 106.*
120. — *Sulla fisiopath. del ricorrente, Genua 1893.*

121. ***Meirowsky, E.***, *Neue Untersuchungen über die Totenstarre quergestreifter und glatter Muskeln. Pflügers Arch., Bd. 78 (1899), p. 64.*
122. *v.* ***Mering, J.***, *und* ***Zuntz, N.***, *Ueber die Stellung des Stimmbandes bei Lähmung des Nervus recurrens. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1892, p. 163.*
123. ***Meyer, E.***, *Die Luftsäcke der Affen und die Kehlkopfdivertikel beim Menschen. Arch. f. Laryngol., Bd. 12 (1901), p. 1.*
124. ***v. Meyer, H.***, *Die Wirkung der Stimmritzenmuskeln. Arch. f. Anat. (u. Physiol.), 1889, p. 427.*
125. ***Milne-Edwards,*** *Leçons de l'anat. et de physiol., Paris.*
126. ***Mitchill,*** *On the fishes of New York. Transact. of the Lit. and Phil. Soc. of New York, Vol. 1 (1815), p. 355.*
127. ***Möller, J.***, *Das Kehlkopfpfeifen der Pferde, Stuttgart 1888.*
128. — *Beitrag zur Kenntnis der Kehlkopfmuskeln. Arch. f. Laryngol., Bd. 12 (1901), p. 162.*
129. — *und* ***Fischer, J. F.***, *Ueber die Wirkung der Mm. crico-thyreoideus und thyreo-arytaenoideus int. Ebenda, Bd. 15 (1904), p. 72.*
130. ***Mohnike,*** *Niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilk., Bonn 1874.*
131. ***Moreau, A.***, *Sur la voix des poissons. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc., T. 49 (1864), p. 436.*
132. — *Recherches expérimentales sur les fonctions de la vessie natatoire. Ann. d. Sc. nat. Zool. Sér. 6, T. 4 (1876), Art. 8.*
133. ***Mott,*** *Brit. med. Journ., 1890.*
134. ***Müller, J.***, *Ueber die Kompensation der physischen Kräfte am menschlichen Stimmorgan, Berlin 1839.*
135. — *Ueber Fische, welche Töne von sich geben. Müllers Arch., 1857, p. 249.*
136. ***Munk, H.***, *Ueber Versuche betreffend den N. laryngeus superior des Pferdes. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1891, p. 175.*
136a. — *Ueber den Nervus laryngeus superior des Pferdes. Ebenda, p. 542.*
137. — *Bemerkung betreffend Exners N. laryngeus medius. Ebenda, 1894, p. 192.*
138. — *Ctbl. f. d. med. Wiss., 1899.*
139. ***Musehold, A.***, *Stroboskopische und photographische Studien über die Stellung im Brust- und Falsett-Register. Arch. f. Laryngol., Bd. 7 (1898), p. 1.*
140. ***Nagel, W. A.***, *Ueber Problematisches in der Physiologie der Stimmlippen. Ctbl. f. Physiol., Bd. 21 (1908), p. 782.*
141. ***v. Navratil, E.***, *Tierversuche über die Kehlkopfinnervation und über den N. accessorius Willisii. Ungar. Arch. f. Med., Bd. 2 (1893), p. 225.*
142. ***Neumann,*** *Vorläufige Mitteilungen über den Mechanismus der Kehlkopfmuskulatur. Ctbl. f. d. med. Wiss., 1893, p. 225, 273, 417, 433.*
143. — *Stud. anat. Inst. Budapest, 1895, p. 304.*
144. **Oertel**, *Ueber eine neue „laryngostroboskopische" Untersuchungsmethode des Kehlkopfes. Ctbl. f. die med. Wiss., 1878, p. 81; Beitr. z. Biol., Festschr. f. Bischoff, 1882, p. 25.*
145. — *Laryngostroboskopische Beobachtungen über die Bildung der Register bei der menschlichen Stimme. Ctbl. f. d. med. Wiss., 1878, p. 99.*
146. — *Das Laryngostroboskop und die laryngostroboskopische Untersuchung. Arch. f. Laryngol., Bd. 3 (1895), p. 1.*
147. ***Ónodi, A.***, *Zur Frage vom Nervus laryngeus medius. Ungar. Arch. f. Med., Bd. 3, p. 72; Ctbl. f. d. med. Wiss., 1888, p. 961.*
148. — *Untersuchungen zur Lehre von den Kehlkopflähmungen. Berl. klin. Wochenschr., 1893, p. 646.*
149. — *Die Phonation im Gehirn. Ebenda, 1894, p. 1089.*
150. — *Die Phonationszentren im Gehirn. Neurol. Ctbl., 1894, p. 752.*
151. — *Das Verhältnis des Accessorius zur Kehlkopfinnervation. Ebenda.*
152. — *Die Anatomie und Physiologie der Kehlkopfnerven, Berlin 1902.*
153. ***Pappe,*** *Synopsis of the edible fishes at the Cape of Good Hope, Cape Town 1853.*
154. ***Pineles, F.***, *Die Degeneration der Kehlkopfmuskeln beim Pferde nach Durchschneidung des Nervus laryngeus superior und inferior. Pflügers Arch., Bd. 48 (1891), p. 17.*
155. — *Ueber lähmungsartige Erscheinungen nach Durchschneidung sensorischer Nerven. Ctbl. f. Physiol., Bd. 4 (1891), p. 741.*
156. ***Reinking, F.***, *Ueber inspiratorisches Sprechen. Ztschr. f. Ohrenheilk., Bd. 56 (1908), p. 240.*
157. ***Réthi, L.***, *Sitz-ber. a. Wiener Akad., 3. Abt., Math.-naturwiss. Kl., Bd. 102 (1893), p. 201.*
158. — *Experimentelle Untersuchungen über den Schwingungstypus und den Mechanismus der Stimmbänder beim Falsett. Ctbl. f. Physiol., Bd. 10 (1896), p. 597.*

159. ***Réthi, L.***, *Experimentelle Untersuchungen über den Schwingungstypus und den Mechanismus der Stimmbänder bei der Falsettstimme. Sitz.-ber. d. Wien. Akad., 3. Abt., Math.-naturwiss. Kl., Bd. 105 (1896), p. 197; Wien. klin. Rundschau, 1897.*
160. — *Die Stimmbandspannung experimentell geprüft. Sitz.-ber. d. Wien. Akad., Math.-naturwiss. Kl., Abt. 3, Bd. 106 (1897), p. 243.*
161. — *Untersuchungen über die Schwingungsform der Stimmungsbänder bei den verschiedenen Gesangsregistern. Ebenda, p. 66.*
162. — *Experimentelle Untersuchungen über die zentripetale Leitung des Nervus laryngeus inferior. Ebenda, Bd. 108 (1898), p. 15.*
163. — *Untersuchungen über die Stimme der Vögel. Ebenda, Bd. 117 (1908), p. 93.*
164. ***Riegel, F.***, *Ueber Lähmung einzelner Kehlkopfmuskeln. Dtsch. Arch. f. klin. Med., Bd. 7 (1870), p. 204.*
165. ***Rohweder***, *Ueber das Meckern der Bekassine. Ornitholog. Monatsschr., Bd. 25 (1900), p. 75.*
166. ***Rosenbach***, *Breslauer ärztl. Ztschr., Bd. 2 (1888), p. 14.*
167. ***Rosenthal***, *Hermanns Handb. d. Physiol., Bd. 4.*
168. ***Rossbach, M. J.***, *Physiologie und Pathologie der menschlichen Stimme, 1869.*
169. — *Beitrag zur Lokalisation des corticalen Stimmzentrums beim Menschen. Dtsch. Arch. f. klin. Med., Bd. 46 (1890), p. 140.*
170. ***Rühlmann, A.***, *Untersuchungen über das Zusammenwirken der Muskeln bei einigen häufiger vorkommenden Kehlkopfstellungen. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., Math.-naturwiss. Kl., Abt. 3, Bd. 69 (1874), p. 257.*
171. ***Russel, J. S. R.***, *The abductor and adductor fibres of the recurrent laryngeal nerve. Proc. Royal Soc., Vol. 51 (1893), p. 102.*
172. — *The influence of the cerebral cortex on the larynx. Ebenda, Vol. 58 (1895), p. 237.*
173. ***Savart, F.***, *Note sur la voix des oiseaux. Annal. de Chim. et de Physique. T. 32 (1826), p. 5, 113; deutsch in Frorieps Notizen, Bd. 16 (1826), p. 1, 20.*
173a. ***Sandifort***, *Anatomie des Orang-Utan. Verhandl. naturl. gesch. Nederl. overzeesche bezitt. Leyden 1840—45.*
174. ***Schech, P.***, *Experimentelle Untersuchungen über die Funktionen der Nerven und Muskeln des Kehlkopfes. Ztschr. f. Biol., Bd. 9 (1873), p. 258.*
175. ***Schmidt, G.***, *Die Laryngoskopie an Tieren. Experimentelle Studien aus dem physiologischen Institut in Tübingen, 1873.*
176. ***Schmidt, M.***, *Krankheiten der oberen Luftwege, 1897.*
177. ***Schneider***, *Synonomia piscium, 1789.*
178. ***Schöpf***, *Schrift. d. Ges. naturf. Freunde Berlin.*
179. ***Schombourgk***, *Fishes of Guinea.*
180. ***Schrötter***, *Vorlesungen über Krankheiten des Kehlkopfes.*
181. ***Schultz, P.***, *Die Beteiligung des Sympathicus an der Kehlkopfinnervation. Arch. f. Laryngol., Bd. 16 (1904), p. 1.*
182. ***v. Schumacher***, *Anat. Anz., Bd. 28 (1906), p. 156.*
183. ***Segond***, *Arch. gén. d. Méd., T. 17 (1848), p. 200.*
184. ***Semon, F.***, *Monatsschr. f. Ohrenheilk., 1879, No. 6.*
185. — *On the position of the vocal cords in quiet respiration of man, and on the reflex-tonus of their abductor muscles. Proc. Royal Soc., Vol. 48 (1890), p. 156. 403.*
186. — *and **Horsley, V.** Brit. med. Journ., 1886.*
187. — — *On the relations of the larynx to the motor nervous system. Deutsch. med. Wochenschr., 1890, p. 672.*
188. — — *An experimental investigation of the larynx. Proc. Royal Soc., Vol. 48, p. 341; Philos. Transact. Royal Soc. B, Vol. 181 (1890), p. 187.*
189. ***Setterwall, C. G.***, *Studier ofver syrinx hos polymyoda Passeres, London 1901. (Anatomisch.)*
190. ***Simanowski***, *Internat. Ctbl. f. Laryngol., 1886.*
191. — *Klin. Wochenztg., 1887, No. 26. (Russisch.)*
192. ***Sluder, G.***, *Die physiologische Rolle der Anastomose zwischen Nervus laryngeus sup. und N. laryngeus inf. Sitz.-ber. d. Wien. Akad., Math. naturwiss. Klasse, 3. Abt. Bd. 107 (1898), p. 7.*
193. ***Sörensen, W.***, *Sur l'appareil du son chez divers poissons de l'Amérique du Sud. Compt. rend. de l'Acad. des Sc., T. 88 (1879), p. 1042.*
194. — *Om Lydorganer hos Fiske: En physiologisk og komparativ-anatomisk Undersögelse, Kopenhagen 1884.*
195. — *Om Forbeninger i Svommebloeren, Pleura og Aortas Voeg og Sammensmeltning deraf med Hvirvelsöjlen soerlig hos Siluriderne samt de saakaldte Weberske Knoglers Morphologi. Danske Vidensk. Selk. Skrifter, 6. R., Nat.-math. Cl., Bd. 6 (1890), p. 67—152.*

196. **Sörensen, W.**, *Are the extrinsic muscles of the air bladder in some Siluroidae and the „elasticspring“ apparatus of others subordinate to the voluntary production of sounds? What is, according to our present knowledge, the function of the Weberian ossicles? A contribution to the biology of fishes. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. 29 (1894), p. 110—139. 205—229. 399—423. 518—552.*
197. — *Some remarks on Dr. Thilo's memoir on „Die Umbildungen an den Gliedmaßen der Fische“. Morph. Jahrb., Bd. 25 (1897), p. 170—189.*
198. **Stern, L. W.**, *Taubstummensprache und Bogengangsfunktion. Pflügers Arch., Bd. 60 (1895), p. 124.*
199. **Stoerk,** *Klin. der Krankh. des Kehlk., Bd. 1 (1876), p. 56.*
200. — *Wien. med. Wochenschr., 1876, No. 25.*
201. **Tornier, G.**, *Bau und Betätigung der Kopflappen und Halsluftsäcke bei Chamäleonen. Zool. Jahrb., Abt. Morphol., Bd. 21 (1904), p. 1.*
202. **Treupel, G.**, *Ueber die Art der Entstehung und die Behandlung hysterischer Motilitätsstörungen im Kehlkopfe. Berl. klin. Wochenschr., 1895, p. 1131.*
203. **Trifiletti,** *II. internat. med. Kongr. Rom 1894.*
204. **Valentin,** *Lehrb. d. Physiol., 1847.*
205. **du Vernay,** *Hist. de l'Acad. des Sc., T. 2, Paris 1666—1669.*
206. **Vierordt,** *Grundriß der Physiologie, 1877.*
207. **Vrolik,** *Recherches d'anatomie comparée sur le Chimpansé, Amsterdam 1841.*
208. **Wagner, R.**, *Die Medianstellung des Stimmbandes bei Recurrenslähmung. Virchows Arch., Bd. 120 (1890), p. 437; Bd. 124 (1891), p. 217.*
209. — *Der Uebergang des Stimmbandes von der Medianstellung zur Kadaverstellung bei Recurrenslähmung. Ebenda, Bd. 126 (1891), p. 271.*
210. **White, J.**, *History of a voyage to the China, 1823, p. 187.*
211. **Willugby,** *Hist. pisc., Oxon. 1686.*
212. **Woods, R. H.**, *Law of transverse vibrations of strings applied to the human larynx. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. 27 (1893), p. 431.*
213. **Wolff, L.**, *De organo vocis mammalium. Diss. Berlin 1812.*
214. **Zang, R.**, *Die Stimme der deutschen Lazerten. Zool. Anz., Bd. 26 (1903), p. 421.*
215. **v. Ziemssen, H.**, *Handb. d. speziellen Pathol. u. Therap., Bd. 4, p. 440, Leipzig 1876.*

Physiologie der Stütz- und Skelett-substanzen.

Von **W. Biedermann**, Jena.

I. Allgemeines über Zellskelette und Zellhüllen.

Eine notwendige Vorbedingung für den Aufbau größerer vielzelliger Organismen, namentlich wenn dieselben für das Luftleben bestimmt sind, ist mit Rücksicht auf die physikalischen Eigenschaften des Protoplasmas die Entwicklung von festeren Ausscheidungs- oder Differenzierungsprodukten, welche dem ganzen Zellaggregat zur Stütze und außerdem zum Schutze dienen. Schon bei einzelligen, freilebenden, meist dem Wasserleben angepaßten Organismen, finden wir eine außerordentliche Mannigfaltigkeit solcher schützender Hüllen (Gehäuse, Zellmembranen) und stützender Skelettbildungen, die sowohl morphologisch wie chemisch die denkbar größten Verschiedenheiten aufweisen. Es knüpfen sich an diese Zellhüllen und Zellskelette eine Fülle interessanter physiologischer und biologischer Fragen, deren Lösung zumeist kaum noch in Angriff genommen ist. In zoologischen Werken finden die einschlägigen Fragen und Tatsachen kaum Erwähnung und man muß sich schon an die außerordentlich weitläufige zoologische und botanische Fachliteratur wenden, wenn man dieses ganz abseits gelegene aber gerade deshalb nur um so ergiebigere Arbeitsfeld der Physiologie betreten will. Ich hoffe durch die folgende, gewiß lange nicht erschöpfende Zusammenstellung alles dessen, was ich in der mir zugänglichen Literatur finden konnte, zeigen zu können, welche wichtigen und prinzipiellen Fragen der Physiologie hier gestellt werden und wie sehr es wünschenswert wäre, wenn die Betätigung auf diesem Gebiete gerade seitens der Physiologie sich künftig reger gestaltete.

Als typische Grundform einer „nackten“ frei im umgebenden Medium schwimmenden Plasmamasse darf mit Rücksicht auf die mehr oder minder flüssige Beschaffenheit des Protoplasmas die Kugel-(Tropfen-)Form gelten. Demungeachtet finden wir aber sowohl bei freien, wie im Verbande mit anderen lebenden Zellen viel häufiger andere, zum Teil sehr komplizierte Gestaltungen, wofür Infusorien sowohl wie Gewebszellen von Metazoen eine Fülle von Beispielen liefern.

Diese typische Eigenform behalten auch isolierte membranlose Gewebszellen bei (Epithel etc.) oder nehmen sie wieder an, wenn sie durch äußere Kräfte deformiert wurden. Dies hat aber zur Voraussetzung, daß ihr Gefüge eine gewisse Elastizität und Plastizität besitzt, beides Eigenschaften, welche sich auch mit dem flüssigen Aggregatzustand lebender Substanzen vertragen, wenn man denselben Schaumstruktur (Wabenstruktur) zuschreibt und namentlich auch das später (Abschnitt über Foraminiferen) genauer zu besprechende Prinzip der Anomogenität der Oberflächenspannung mit heranzieht. Es ist dies ein Umstand, den Bethe (20) in einer kürzlich veröffentlichten Betrachtung über die Ursachen der Zellformen ganz außer acht gelassen hat. Demungeachtet finden sich aber in vielen Fällen auch noch festere Strukturen innerhalb des Zellkörpers differenziert, die meist in Form von Fäden oder Fibrillen („Tonofibrillen", „Tonomitom", nach M. Heidenhain), eine Art inneres plasmatisches Zellskelett darstellen. Schon der Umstand, daß solche faserige Strukturen besonders dann stark entwickelt erscheinen, wenn die betreffenden Zellen während des Lebens mechanischen Einwirkungen (Dehnung, Druck) regelmäßig ausgesetzt sind (wie z. B. die Elemende des Darmepithels oder der Epidermis), macht ihre mechanische Bedeutung sehr wahrscheinlich.

Für die stabile Körperform der Infusorien ist in erster Linie den Corticalschichten (Pellicula, Alveolarschicht und Corticalplasma) Bedeutung beizumessen. Die Hauptmasse des Infusorienleibes, d. h. das gesamte Endoplasma zeigt durchaus die Eigenschaften einer Flüssigkeit mit Schaumstruktur (Wabenstruktur), wogegen der eigentümliche Aufbau der Corticalschichten dem Infusorienkörper eine Resistenz und Elastizität verleiht, die einfachen Schaumlamellen nicht zukommen. Daß auch der Weichkörper beschalter Protistenformen in seinen oberflächlichen Schichten noch eine bedeutende Starrheit besitzen muß, zeigt sich am deutlichsten bei der Teilung gewisser Dinoflagellaten, indem das nackte Protoplasma ohne morphologisch differenziertes Ektoplasma eine typische Konfiguration aufweist (Fig. 1). Den Zellleib mancher Darmepithelien finfet man oft durchsetzt von einem regelmäßigen System ziemlich dicker Protoplasmafasern, welche von der freien Zelloberfläche dicht unterhalb einer anscheinend strukturlosen Schicht angefangen, sich in die Tiefe der Zelle begeben, um nach einem bestimmten an der seitlichen Zellfläche oder häufiger in der Richtung des Zellfußes gelegenen Punkt zu konvergieren. Es zeigen diese Faserkegel nach M. Heidenhain eine deutliche Bilateral-(Dorsoventral-)Symmetrie, so daß es sich wohl „um einen tatsächlich tief in die Beschaffenheit der Zelle eingreifenden Bauplan handelt" (Gurwitsch). „Da die Darmepithelzellen infolge des wechselnden Seitendruckes je nach den Umständen an Höhe gewinnen oder verlieren, so werden dadurch die Fasersysteme des Zellinneren in entsprechendem Maße beeinflußt werden. Bei wachsendem Seitendruck wird der Zellinhalt naturgemäß nach oben und unten hin auszuweichen suchen und es folgt daraus, daß die in gleicher Richtung angeordneten Plasmafibrillen diesem Ausweichungsbestreben Widerstand leisten werden. Stellt man sich den Zellinhalt als eine in sich zusammenhängende Masse vor, welche organisiert und deswegen einer mechanischen Beanspruchung bis zu einem gewissen Grade zugänglich ist, so liegen die Plasmafibrillen im allgemeinen in der Richtung des möglichen Maximums der durch den Seitendruck hervorgerufenen Zugspannung" (M. Heidenhain, 88, 89). Ganz ähnliche Fibrillenkegel finden sich in noch schönerer Entwicklung bei vielen Flimmerzellen, wo sie zuerst von Engelmann beobachtet wurden. „In ganz typischer Weise sind die faserigen Strukturen auch in allen den Epithelarten aus-

gebildet, deren Höhe gering erscheint, und welche weitgehenden mechanischen Deformationen seitens der umgebenden Organe oder ihrer eigenen Unterlage ausgesetzt sind (Fig. 2). Dies letztere gilt nun, abgesehen von den Darmepithelien, hauptsächlich auch von den Epithelzellen der Epidermis der Säugetiere und des Menschen. Hier hat in neuerer Zeit namentlich KROMAYER die betreffenden Verhältnisse studiert. Wenngleich die Resistenz der Hornschicht gegen

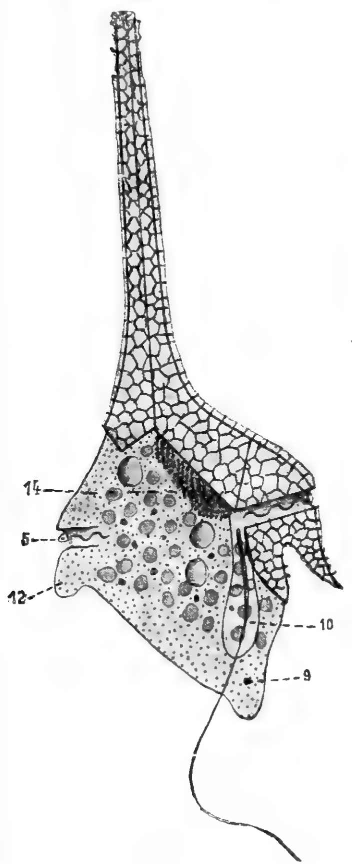


Fig. 1.

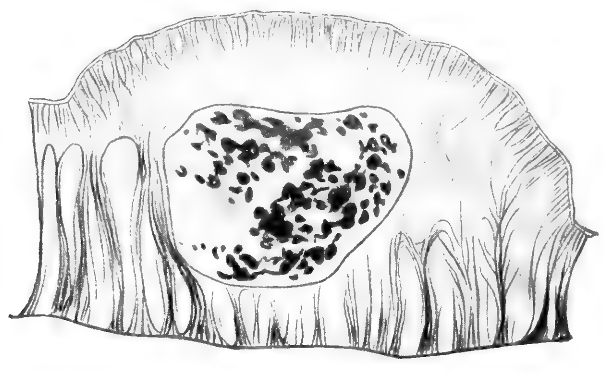


Fig. 2.

Fig. 1. *Ceratium hirundinella* (Dinoflagellate). Ein aus der Teilung soeben hervorgegangenes Individuum: das nackte Protoplasma, ohne morphologisch differenziertes Ektoplasma weist typische Gestalt auf, die nur bei bedeutender Starrheit der Oberfläche denkbar ist. (Nach LAUTERBORN.)

Fig. 2. Intestinalzelle von *Oniscus murarius*. Stark entwickelte Stützfasern. (Nach VIGNON.)

mechanische Schädigungen durch die große Widerstandsfähigkeit ihrer Elemente gegen Zug und Druck ohne weiteres verständlich erscheint, so bedarf doch durchaus der Erklärung, „wie es kommt, daß die weichen Epithelzellen der tiefsten Epidermislagen (Zylinder- und Stachelzellenschicht) nicht durch Druck und Zug, wie er so häufig die Haut trifft, zerstört werden. Von allen Gebilden der Zelle, die sie widerstandsfähig machen können, dürften nun allein die Protoplasmafasern in Betracht kommen, denn dem Kern und dem übrigen weichen Protoplasma kann eine in Betracht kommende Widerstandsfähigkeit wohl kaum zugeschrieben werden“ (KROMAYER, 117 u. 118). Von den Plasmafasern wissen wir nun, daß sie ähnlich wie Bindgewebsfibrillen zwar gegen Zug, nicht aber gegen Biegungsbeanspruchung widerstandsfähig sind. Gleichwohl besitzt die ganze Epidermis eine beträchtliche Druckfestigkeit. Es liegt dies, wie KROMAYER zu zeigen versuchte, hauptsächlich an der besonderen Anordnung der Plasmafasern in den verschiedenen Schichten der Epidermis. „Die untersten dem Bindegewebe aufsitzenden Zylinderzellen haben bei relativ großen Kernen nur wenig Protoplasma, das von den senkrecht vom Bindegewebe aufziehenden Plasmafasern (‚Haftfasern‘ KROMAYERS) durchzogen wird. Mit benachbarten Zellen sind sie durch feinste Brücken (Stacheln) verbunden.“ „Der Zylinderzellenschicht folgt nach oben

zu eine Lage polygonaler Zellen, die untereinander nach allen Richtungen hin kräftige Protoplasmafasern (und Stacheln) aussenden, derart jedoch, daß sie nicht nur mit unmittelbar benachbarten, sondern auch mit weiter entfernt liegenden Zellen verbunden sind“ (Fig. 3). In den darauffolgenden Zellagen sind die Zellen parallel der freien Oberfläche des Epithellagers in die Länge gestreckt und werden fast ausschließlich in dieser Richtung von Protoplasmafasern durchzogen. Dann folgt das Stratum granulosum ohne Plasmafasern und schließlich die Hornschicht.



Fig. 3. Flachschnitt durch einen Epithelrand einer Hautwunde am Arm (Mensch). Die Zellen zeigen eine außerordentliche reiche Entwicklung von Plasmafasern. (Nach Garten.)

Reduziert man den Verlauf der Faserung auf ein einfaches Schema, so kommt man unter Berücksichtigung des Umstandes, daß die Faserung eine in sich zusammenhängende ist, zu der Vorstellung, „daß die Plasmafasern von der Basis des Epithels aufsteigend allmählich sich gegen den Horizont neigen und schließlich in den abgeflachten oberen Zellschichten denselben parallel laufen“ (M. Heidenhain) (Fig. 4). Diese Form der Faserung ist nach M. Heidenhain (89) offen-

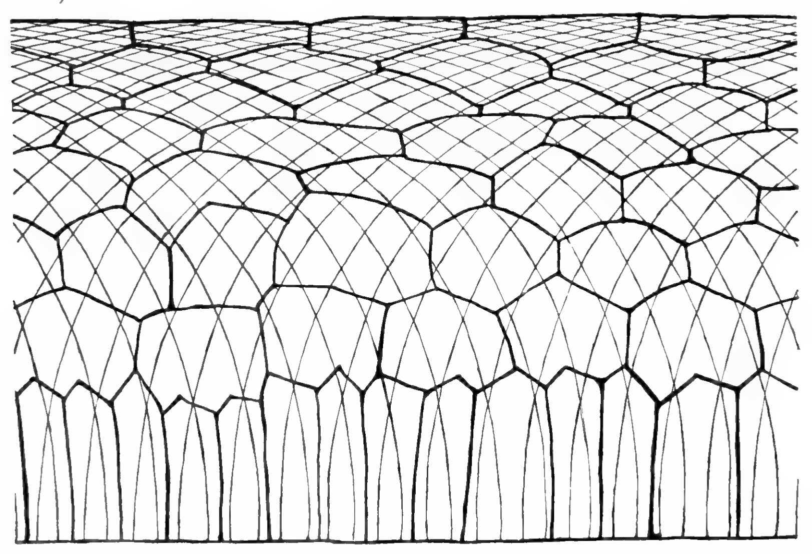
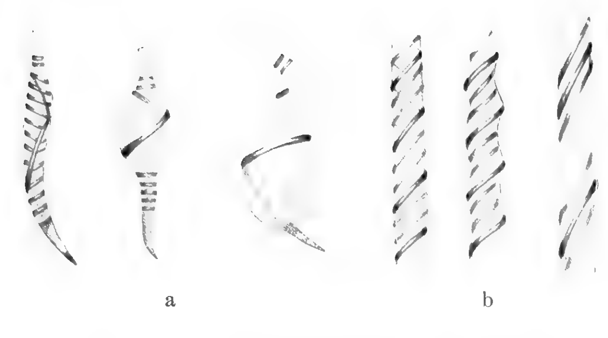


Fig. 4. Schema der Faserung in den protoplasmatischen Teilen der Epidermis ohne Stratum granulosum und corneum. (Nach Heidenhain.)



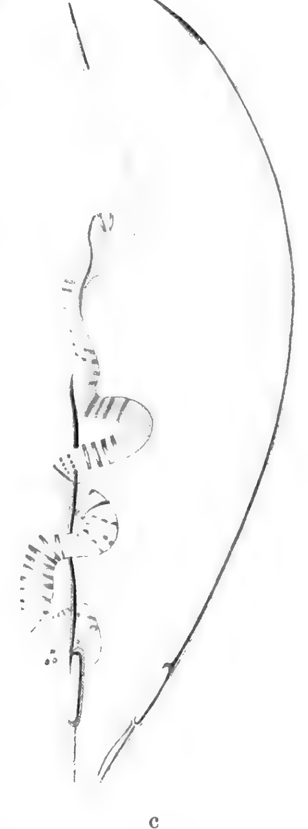


Fig. 5. a Köpfe von Spermien von *Coronella austriaca* in verschiedenen Stadien der Quellung mit Spiralfasern.

b Geißelstücke von *Planorbis*-Spermien mit Spiralfasern.

c *Siredon pisciforme.* Normales und gequollenes Spermium mit Stützfasern und Spiralfaden. (Nach KOLTZOFF.)

bar in erster Linie „ein Produkt der genuinen Gewebespannung. Denn die basalen Zylinderzellen erhalten ihre Form durch seitliche Pressung und das Maximum der Spannung ihrer Plasmamasse liegt demgemäß parallel zur Achse des Zylinders. Weiterhin nimmt in der Richtung nach aufwärts die Zahl der Zellen in den aufeinanderfolgenden Schichten, berechnet auf die Einheit der Grundoberfläche, sukzessive ab und die Zellen strecken sich demzufolge allmählich, der herrschenden Gewebespannung folgend, zu breiten Platten. In Uebereinstimmung damit müssen sich die Kurven der Plasmafaserung im Aufsteigen allmählich bis zur Horizontalen neigen, denn in den obersten Schichten wird das Maximum der Gewebespannung in der Horizontalen liegen.“ Es kann wohl kaum einem Zweifel unterworfen sein, daß die in Rede stehende Plasmafaserung auch eine funktionelle Bedeutung insofern zukommt, als sie „den bestmöglichen Schutz gegen Abschürfung oder Abrollung des Epithels von der Unterfläche gewährt“, und überhaupt der Festigkeit und dem Zusammenhalte des Gewebes dient. „Die Plasmafaserungen liegen daher innerhalb der Richtungen der maximalen Gewebespannung.“ Die maßgeblichen Spannungen entstehen zunächst durch den inneren Wachstumsdruck. Bei der Epidermis liegen nachweislich die auf diesem Wege entstandenen Faserungen mit großer Genauigkeit auch in den Richtungen der äußeren mechanischen Beanspruchung.

Man darf erwarten, daß nicht nur Zellen, welche passiv mechanisch beansprucht werden, sondern auch solche, die aktiv mechanischer Leistungen fähig sind, durch hierzu geeignete Stützvorrichtungen befähigt werden. Dies trifft vor allem bei den vielgestaltigen Spermien zu und wir verdanken KOLTZOFF (109—114) eine Reihe hierhergehöriger Beobachtungen. Indem ich bezüglich der Details auf die zitierten Abhandlungen verweise, seien als Beispiele nur die Spiralfasern am Kopfe der Spermien von *Coronella austriaca*, sowie im Schwanze männlicher Geschlechtszellen von *Planorbis* angeführt (Fig. 5a, b). Auch in den Spermien von *Siredon pisciforme* (*Axolotl*) läßt sich durch Anwendung geeigneter Mazerationsmittel neben einem starren Achsenfaden eine Spiralfaser nachweisen, die den Schwanz seiner ganzen Länge nach umwindet (Fig. 5c).

Wenn man in den vorerwähnten Fällen nur mit gewissen Einschränkungen von „Zellskeletten“ sprechen kann, so treten uns solche und zwar in mineralisierter völlig starrer Form und erstaunlicher Mannigfaltigkeit der Gestaltung bei den Radiolarien entgegen, wo sie teils dem Schutze des Weichkörpers dienen, anderenteils aber als „Schwebevorrichtungen“ dieser planktonischen Protisten fungieren. Es reihen sich an sie die vielfache morphologische Analogien bietenden Skelettbildungen der Kiesel- und Kalkschwämme und im weiteren Sinne (wenigstens entwicklungsgeschichtlich) auch jene der Echinodermen an.

Ein viel verbreiteteres, namentlich im Pflanzenreich herrschendes Prinzip der Herstellung schützender Einrichtungen durch welche zugleich der Aufbau gewaltiger Zellkomplexe ermöglicht wird, ist in der Bildung von Membranen (Zellhüllen) gegeben, die den Weichkörper entweder lückenlos umgeben und einschließen oder Oeffnungen besitzen (eine oder auch viele), durch welche jener mit der Umgebung in Kommunikation gesetzt ist. Der erstere Fall bildet die Regel für Pflanzenzellen, im anderen, der sich besonders bei zahlreichen einzelligen Tieren (Radiolarien, Rhizopoden, Foraminiferen und Flagellaten) entwickelt findet, spricht man meist von „Gehäusen“. Es prägt sich in diesem verschiedenen Verhalten sehr deutlich die Verschiedenartigkeit der Ernährung in beiden Fällen aus. Während alle pflanzlichen Organismen ausschließlich gelöste Stoffe aufnehmen, sind die Tiere, von wenigen Ausnahmen abgesehen, auf die Zufuhr geformter fester Nahrung angewiesen und müssen demnach unter allen Umständen mit dem umgebenden Medium in direkte Wechselwirkung treten können.

Die Entwicklung solcher Hüllen hat man im allgemeinen als das Resultat der Wechselwirkung zwischen Protoplasma und dem umgebenden Medium anzusehen. Ursprünglich nichts anderes darstellend, als die äußerste, fester und widerstandsfähiger gewordene Plasmaschicht (Plasmahaut, Hautschicht, Hyaloplasmahäutchen), unterscheidet sich eine wirklich echte Zellhaut in der Regel chemisch und auch morphologisch in sehr auffallender Weise vom Plasma. Die so wichtigen und auffallenden osmotischen Eigenschaften des Protoplasmas haben zu der Annahme geführt, daß auch in solchen Fällen, wo optisch und chemisch eine „Zellmembran“ nicht direkt nachweisbar ist, eine besonders geartete, im Uebrigen aber vom Plasmakörper nicht scharf gesonderte periphere Schicht existiert, welche nur durch physiologische Eigenschaften charakterisiert und vor allem für das osmotische Verhalten der Zelle bestimmend ist. Die Bedingungen für die Entstehung einer Plasmahaut sind nach Pfeffer überall gegeben, wo Plasmamassen freie Oberflächen darbieten, also nicht nur an der Grenzfläche gegen ein äußeres Medium oder gegen eine feste Zellhaut, sondern auch um Vakuolen und Fremdkörper herum („innere Plasmahaut“, „Vakuolenwand“).

Daß sich eine sichtbare äußere Plasmaschicht (Hyaloplasma) als ein Produkt des Plasmas aus demselben differenziert, wenn gewisse Bedingungen gegeben sind, das konnten Pfeffer (173) an Myxomyceten, Rhumbler an Amöben direkt beweisen. Zwischen Hyaloplasma und Körperplasma (Ekto- und Endoplasma) besteht bei den ersteren keine scharfe Grenze. Durchschneidet man einen der Plasmodienstränge, so grenzt sich das freigelegte Körnerplasma rasch

ab und zeigt schon nach wenigen Minuten einen deutlichen Hyaloplasmasaum. Es scheint, daß auch in anderen Fällen vorwiegend das Hyaloplasma das Baumaterial für die Plasmahaut liefert, wenn auch nicht jeder ansehnliche Hyaloplasmasaum seiner ganzen Masse nach als Plasmahaut anzusprechen ist, die, um im Dienste des Organismus und speziell bei osmotischen Vorgängen entscheidend wirksam zu sein, schließlich auf eine Molekularschicht reduziert sein könnte (PFEFFER). „Schon dieserhalb muß, bei realer Existenz, die Plasmahaut nicht notwendigerweise optisch wahrnehmbar sein und eine wahrnehmbare Differenzierung eines Grenzwalles ist nicht jedesmal zu erwarten, wenn der ganze Portoplast nur hyaloplasmatisch aufgebaut ist.“ ...„In jedem Falle ist und bleibt die in allem Wechsel sich erhaltende Plasmahaut ein selbst lebendes Organ des lebenden Protoplasten, welches im Dienste und in Wechselwirkung mit dem Ganzen zu funktionieren hat“ (PFEFFER).

Aus den schönen Untersuchungen von OVERTON scheint hervorzugehen, daß bereits die Plasmahaut, die man in gewissem Sinne als primitivste Zellhülle bezeichnen darf, chemisch vom übrigen Plasma wesentlich verschieden ist. Die nächste Stufe der Entwicklung einer nicht allein der Aufnahme von Stoffen, sondern auch dem Schutze und der Festigkeit dienenden Zellhülle ist in einer wenigstens zeitweise vorhandenen, oft sehr auffallenden Verschiedenheit der Kohäsion der Teilchen im Ekto- und Endoplasma gegeben. Schon bei vielen Amöben ist die Zähigkeit des ersteren so beträchtlich, daß, wie RHUMBLER bemerkt, neben der Oberflächenspannung auch noch sonstige, die Verdichtung des Ektoplasma verursachende Einwirkungen vorhanden sein müssen. Auch er hält es für wahrscheinlich, daß bei manchen Amöben eine chemische Umwandlung der in das Ektoplasma eintretenden Endoplasmabestandteile vor sich geht. Schnitte durch *Amoeba verrucosa*, welche RHUMBLER mit schwacher Kalilauge behandelte, zeigten nur noch die ganz erhaltene Ektoplasmaschicht, während das Endoplasma vollkommen herausgelöst war. Alle ektoplasmatischen Bestandteile waren so glatt und wohlerhalten isoliert, wie man etwa Kalk- oder Kieselgerüste durch Kochen in Kalilauge vom Weichkörper isolieren kann, so daß eine chemische Differenz zwischen Ekto- und Endoplasma vorliegen muß. Da nun das Ektoplasma aus Substanzen des Endoplasma seinen Ursprung nimmt, so muß offenbar auch eine chemische substanzielle Umwandlung mit den in das Ektoplasma eingetretenen Endoplasmasubstanzen vor sich gegangen sein, wenigstens wird man dies in allen Fällen voraussetzen dürfen, wo die „Pellicula“ ihre Auswechselbarkeit mit den Innenschichten des Weichkörpers allerorts dauernd verliert. Eine solche persistente Oberflächenschicht kommt z. B. den Euglenen und den ciliaten Infusorien zu.

Vielfach hat man zwischen „Zellmembran“ und „Cuticula“ unterschieden und es hat der letztere Ausdruck namentlich in der Zoologie einen besonderen Sinn erhalten, ohne daß jedoch bezüglich der Begriffsbestimmung genügende Klarheit herrschte. WALDEYER (245) definiert als Cuticula eine „durch Ausscheidungen seitens der Zellen entstandene Membran“, die „sich immer von der Stätte ihrer Abscheidung, also von der Zelle, wie diese vor Beginn der Ausscheidung war, isolieren lassen muß“. Er will davon scharf getrennt wissen „die durch Diffe-

renzierung der äußersten Plasmaschichten der Zellen" entstandenen Membranen, zu welchen letzteren gerade die typischen Cellulosehüllen der Pflanzenzellen zu rechnen wären. Auch F. Leydig unterscheidet neben der „Zellmembran", welche durch Erhärtung der Rindensubstanz des Plasmakörpers zustande kommt, als „Cuticula" jede Umgrenzung einer (tierischen) Zelle, welche vom Zellkörper abgeschieden (sezerniert) wird und daher außerhalb des Plasmas als etwas morphologisch Selbständiges liegt. Demgegenüber hat F. E. Schulze (204) schon viel früher (1869) den Standpunkt vertreten, daß eine so scharfe Sonderung der Begriffe Membran und Cuticula nicht durchführbar ist. „Die Cuticula steht an Stelle der Zellmembran, ist wie diese ein Umwandlungs- oder Ausscheidungsprodukt des Protoplasmas und ihr morphologlsch gleichwertig." Waldeyer, der diesen letzteren Satz Schulzes zitiert, bemerkt hierzu ganz richtig, daß alle solche theoretischen Unterscheidungen ihr Mißliches haben und daß „man ja auch gewiß fragen kann, wo die Grenze zwischen einer Umwandlung oder Ausscheidung liege". Dieselbe Meinung kann man wohl auch aus einer Bemerkung Schaefers in seiner Bearbeitung der Gewebelehre im Handbuch der Anatomie von Quein-Sharpey (1891—95) herauslesen, wo es heißt, daß die Membranbildung auf Ablagerung von chemischen Verbindungen in oder auf die Rindenlage des Protoplasmas beruhe, wodurch diese resistenter gemacht werde. Ein Gegensatz zwischen Zellmembran (Zellhaut) und Cuticula wird aber vielfach nicht allein mit Rücksicht auf die Art ihrer Bildung, sondern auch auf das rein morphologische Moment hin statuiert, ob ein Plasmakörper allseitig oder nur an einem beschränkten Teil seiner Oberfläche von jenen Gebilden bedeckt wird.

„Bis jetzt sind, wie Waldeyer in Uebereinstimmung mit Schulze und Leydig bemerkt, cuticulare Ausscheidungen mit Sicherheit nur an den freien Flächen der Zellen, mit denen sie an die Außenwelt oder an einen Hohlraum grenzen, gesichert worden, nicht ringsum um die Zellen" (l. c. p. 802). Stellt man sich auf den Standpunkt, welchen F. E. Schulze dieser Frage gegenüber einnimmt, so würde jenes morphologische Kriterium überhaupt allein ausschlaggebend sein für die Wahl der Bezeichnung Zellhaut oder Cuticula. Cuticula wäre einfach eine lokal entwickelte Zellhaut, wie deren Entstehung auch immer zu denken sein mag. „Ob eine Grenzschicht aus Albumin, Chitin, Keratin, Cellulose, oder irgend einer anderen festeren Substanz resp. Verbindungen solcher besteht, würde demnach für unsere Frage gleichgültig sein. Ebensowenig können unorganische Substanzen, wie Kieselsäure, Kalksalze und dergleichen einen Unterschied bedingen, zumal da sie hier ja ausnahmslos in Verbindung mit einer organischen Grundlage auftreten. Auch die Struktur scheint für diese Begriffsbestimmung unwesentlich zu sein. Ob eine Zellhülle homogen, lamellös geschichtet oder radiär durchbohrt ist, ob sie aus einem Balkennetz, einem Balkengerüst oder aus Waben besteht, ob differente Formelemente dieser oder jener Art eingelagert sind oder nicht, kann hier schwerlich in Betracht kommen" (F. E. Schulze). Wesentlich ist nach Schulze nur eine gewisse Festigkeit einer Rindenschicht gegenüber dem Plasma des Zellleibes, sowie die mehr oder weniger scharfe Abgrenzung gegen denselben. Da aber vielfach Zellhüllen vorkommen und zum Teil sogar aus festen Zellmembranen sich entwickeln, welche eine gallertige oder schleimige Beschaffenheit besitzen, sonst aber hinsichtlich ihrer Entstehung, ihrer chemischen Beschaffenheit und auch sogar ihrer Struktur nach mit festen Zellhäuten übereinstimmen, so dürfte es sich empfehlen, jenen allgemeineren Ausdruck „Zellhülle" zu bevorzugen. „Cuticula" ist dann eben nur eine partielle Zellhülle oder ein chemisch differenter Teil einer allgemeinen Hülle.

Während in allen bisher betrachteten Fällen Skelett und Hautbildungen der Zellen lediglich mechanischen Zwecken dienen oder als Schutzeinrichtungen fungieren und dann in der Regel mit den Bildungszellen, denen sie zum Schutze und zur Stütze bestimmt sind, dauernd in Verbindung bleiben, sehen wir in anderen Fällen Zellhüllen auftreten, denen eine ganz andere Bedeutung zukommt, indem sie als Speicher von Nährstoffen fungieren und daher wohl als „Nährhüllen" jenen „Schutzhüllen" gegenübergestellt werden können. Es gilt dies vor allem von den Endospermzellen gewisser Pflanzensamen und gewissen tierischen Eiern. Bei jenen finden wir dann außerordentlich stark verdickte Zellmembranen, die im übrigen durchaus dem gewöhnlichen Typus entsprechen, aber aus gewissen, leichter zersetzlichen Celluloseformen (Hemicellulosen) bestehen und beim Keimungsprozeß aufgelöst und verbraucht werden. Dagegen weichen die Nährhüllen von Reptilien- und Vogeleiern sowohl bezüglich ihrer chemischen und physikalischen Beschaffenheit, wie auch hinsichtlich ihrer Entstehung weit ab von dem gewöhnlichen Typus einer „Zellhaut". Man braucht sich bloß zu erinnern, daß die flüssige Eiweißschicht erst nachträglich als Sekret gewisser Drüsen der Eileiter aufgelagert wird, was übrigens in gleicher Weise auch für die eigentliche „Schutzhülle", die äußere häutige oder durch Kalkeinlagerung völlig starr gewordene „Eischale" gilt.

Die komplizierte Struktur dieser letzteren, sowie der noch ungleich verwickeltere Bau der ebenfalls als „geformte Sekrete" aufzufassenden Kalkschalen der Mollusken und der Chitinskelette der Arthropoden bilden im Verein mit einer ganzen Anzahl intracellular entstehender, später aber freiwerdender Skelettbildungen (Spongien, Echinodermen u. a.) ohne Zweifel eines der interessantesten, aber auch schwierigsten Probleme der Physiologie der Absonderungen. Mit dem Begriff eines „Sekretes" hat sich so sehr die Vorstellung einer flüssigen Absonderung verbunden, daß die vereinzelten Fälle, wo man bei Wirbeltieren von festen geformten Sekreten sprechen kann, im ganzen nur wenig Beachtung fanden. Es gehört hierher z. B. die „Hornschicht" (Cuticula) im Muskelmagen vieler Vögel (vgl. dieses Handb. Bd. II, p. 1189) und im weitesten Sinne darf man dazu wohl die „Intercellularsubstanz" des Knorpel- und Knochengewebes, wie vielleicht überhaupt die „Bindesubstanzen" rechnen.

Dagegen liefern die Skelettbildungen der Pflanzen und namentlich die der wirbellosen Tiere eine unerschöpfliche Fülle von Beispielen für „geformte Sekrete", deren Studium aber bisher von Seite der Physiologie noch kaum in Angriff genommen worden ist. In außerordentlich klarer Weise treten uns fast alle hierher gehörigen Probleme bei den Pflanzen entgegen. Sie müssen daher unter allen Umständen den Ausgangspunkt einer vergleichenden Darstellung bilden.

II. Die pflanzliche Zellmembran.

A. Bau und Struktur.

Da bei Pflanzenzellen die Membranen im Vergleich zur Mächtigkeit des Plasmas oft außerordentlich dick sind, so dienen sie auch vor

allem zur Charakteristik eines pflanzlichen „Gewebes“, und sie waren es daher zunächst auch, die das Interesse der ersten Beobachter fesselten. Verdanken wir doch sogar den Namen „Zelle“ nur dem Eindruck, welchen das Zellwandgerüst auf den Beschauer hervorrief, der in dem Zellenbau der Bienenwabe das passendste Gleichnis erblickte. Ursprünglich waren es natürlich nur die rein morphologischen Charaktere, die Form, Größe und Anordnung der Zellen in Pflanzengeweben, welche die Aufmerksamkeit der Beobachter fesselten; doch lernte man bald auch mit Hilfe des Mikroskopes die Veränderungen der einzelnen Zellhülle im Verlaufe ihrer Entwicklung kennen, die Dickenzunahme durch Anlagerung immer neuer Schichten, sowie die besondere Struktur dieser letzteren. Es konnte der Beobachtung auch nicht entgehen, daß mit der Verdickung der Zellwand oft Veränderungen derselben bemerkbar werden, die auf chemische Umwandlungen schließen lassen. Unter Anwendung von Reagentien lernte man kennen, daß die ursprünglich dünne Membran aus Cellulose besteht, daß sie diesen Charakter noch während des Dickenwachstums beibehält, um ihn alsdann oft durch andere Körper, durch Auftreten von „Inkrustationen“ zu verlieren. Schon diese Bezeichnung deutet darauf hin, daß man von der Vorstellung beherrscht wurde, daß die Grundlage aller Zellwände, auch wenn sie chemisch und physikalisch verändert erscheinen, immer in der einen und unveränderlichen Substanz, welche man eben als „Zellstoff“ bezeichnete, gesucht werden müsse. „Verholzte, verkorkte, verkieselte Zellwände hätte man sich demgemäß als Substanzgemische vorzustellen, in welchen ein Gerüst von Cellulosemolekülen von den Molekülen der inkrustierenden Substanzen durchsetzt wird“ (PFEFFER). Inwieweit nun das verschiedene chemische und physikalische Verhalten der pflanzlichen Zellmembranen derartigen Inkrustationen organischer und anorganischer Natur zuzuschreiben ist, läßt sich zurzeit in vielen Fällen noch nicht sicher sagen. Sichergestellt ist jedoch durch die neueren Untersuchungen, daß die reine Cellulose in vielen Membranen und Membranpartien gegenüber anderen Bestandteilen derselben an Masse sehr bedeutend zurücktritt; ja es ist sogar wahrscheinlich, daß sie manchen Membranteilen gänzlich fehlt.

Ehe wir aber auf diese Verhältnisse näher eingehen, müssen zunächst die morphologischen Charaktere pflanzlicher Zellmembranen besprochen werden.

a) Centripetale Verdickungsschichten (Tüpfel) und Streifung.

Während die zarten Wände jugendlicher Zellen im allgemeinen homogen erscheinen, zeigen dieselben im völlig entwickelten Zustande oft eine sehr beträchtliche Dicke und erscheinen außerdem meist geschichtet (Verdickungsschichten, Fig. 6a—d). Läßt man solche Membranen quellen, so tritt die Schichtung oft auch in solchen Fällen hervor, wo sie vorher nicht sichtbar war. Die Schichten zeigen im allgemeinen einen der Oberfläche der Zellen parallelen Verlauf und erscheinen daher bei gleichmäßiger Ausbildung auf dem Querschnitt einer länglichen Zelle als konzentrische Kreise, auf dem Längsschnitt aber als Linien, die der Zellachse parallel verlaufen. Mit NÄGELI hat man meist angenommen, daß dieses Strukturverhältnis in der Hauptsache auf einem ungleichen Wassergehalt der einzelnen Schichten beruhe. Doch kommen sicher oft auch chemische Differenzen in Betracht (Fig. 6b). Es scheint aber auch sehr fraglich, ob im Falle chemischer Gleichheit die optischen Differenzen im Sinne NÄGELIs nur durch einen wechselnden Wassergehalt bedingt sind. Ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß struktu-

rellen Unterschieden in dieser Beziehung die größte Bedeutung zukommt. Darauf scheinen, abgesehen von später zu erwähnenden Tatsachen, auch Beobachtungen hinzuweisen, welche STRASSBURGER (233) an den geschichteten Markzellen von *Clematis* gemacht hat, die ich durchaus bestätigen kann. An ganz feinen Schnitten läßt sich erkennen, daß die dünneren Schichten anscheinend aus „radial gestellten Stäbchen" aufgebaut sind, in ganz ähnlicher Weise, wie ich es auch, nur so zu sagen vergröbert, an gewissen geschichteten Chitinhäuten fand. Auf die wahrscheinliche Deutung dieser Struktur wird später noch näher einzugehen sein.

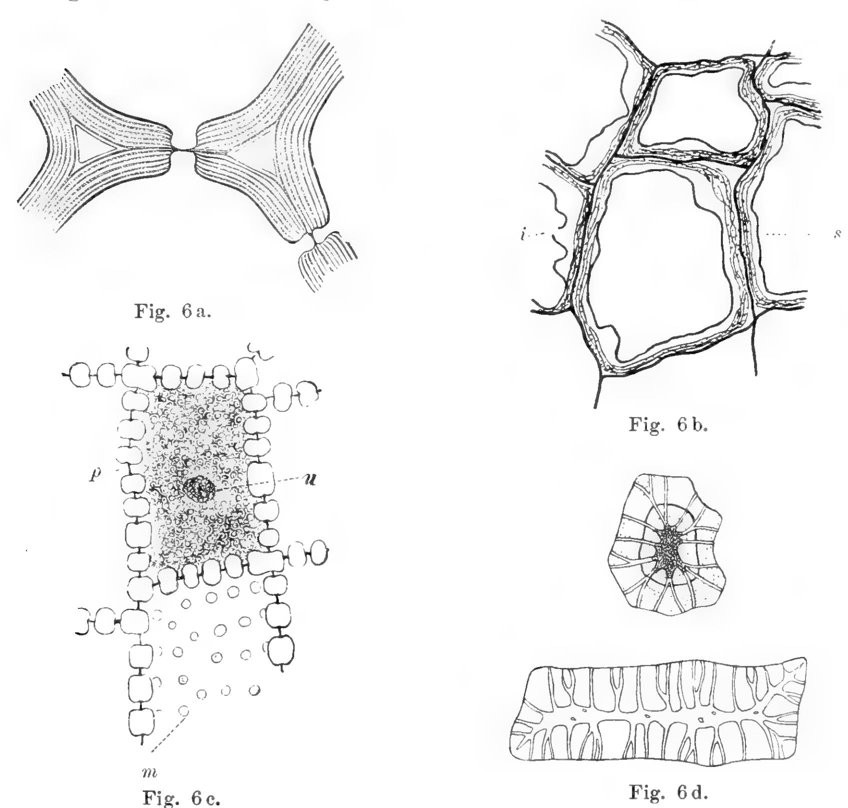


Fig. 6a. Zellwand einer Markzelle von *Clematis* mit Dickenwachstumsschichten. (Nach STRASBURGER.)

Fig. 6b. Ein kurze Zeit mit SCHULZEschem Gemisch behandelter Schnitt durch Kork. Man erkennt die drei verschiedenen Lamellen der Zellhaut. Die Suberinlamelle (*s*) erscheint selbst wieder geschichtet. (*i*) Innenlamelle, aus Cellulose bestehend. (Nach GILSON.)

Fig. 6c. Zellen aus dem Endosperm von *Ornithogalum umbellatum*. *m* Tüpfel von oben, *p* Schließhaut, *n* Kern. (Nach STRASBURGER.)

Fig. 6d. Sklerenchymzellen (Wallnußschale) mit verästelten Tüpfelkanälen. (Nach STRASBURGER.)

Für gewöhnlich erscheint die Zellhaut nur an ihrer inneren Fläche verdickt, nicht an ihrer äußeren. Das Dickenwachstum der Membran ist zentripetal und führt zur absoluten oder relativen Verkleinerung des Zellraumes. Anderenfalls, aber viel seltener, erfolgt die Verdickung in zentrifugaler Richtung. Fassen wir zunächst nur die zentripetale Verdickung ins Auge, so sieht man fast immer, daß die primäre Zellhaut an einzelnen Stellen gar nicht oder doch nur wenig verdickt wird,

während andere Stellen an Dicke zunehmen. Oft werden größere Flächen vorwiegend oder ausschließlich verdickt, wie z. B. die Außenflächen fast aller Epidermiszellen (Fig. 9). In manchen Fällen (Collenchymzellen) sind vorwiegend die Kanten verdickt, oder die Verdickung ist innerhalb der einzelnen Flächen der Zellen an eng umgrenzten Stellen scheinbar ausgeblieben. Dann erscheinen die Wände durchzogen von engen oder weiteren einfachen Kanälen (Tüpfelkanäle), die von der Fläche gesehen als rundliche Flecken oder Punkte erscheinen (Tüpfel, Fig. 6c) und stets bis auf die äußerste Schicht der Zellhaut reichen. Es muß ausdrücklich erwähnt werden, daß an den betreffenden Stellen in Wirklichkeit keine völlige Unterbrechung der Schichtenbildung stattfindet, sondern es bleiben die einzelnen Schichten nur lokal sehr dünn und stülpen sich demgemäß in den Porenkanal ein. Das später zu besprechende Verhalten der Tüpfel im polarisierten Licht läßt darüber keinen Zweifel bestehen.

Wenn in Zellwänden, die ein beträchtliches Dickenwachstum besitzen, die Richtungen der geringsten Verdickung gruppenweise mit großer Neigung zur Zellenfläche konvergieren, so stellt sich eine Gruppe von nicht verdickten Stellen als ein von innen nach außen verästelter Tüpfelkanal dar (Fig. 6d). Wenn die nicht verdickten Stellen der Zellwand stark in die Breite gezogen, quer über eine der Flächen der Zellen von einer Kante zur anderen reichen, so erscheinen die verdickten Stellen der Wand als parallele, in den Kanten durch Längsleisten verbundene Querleisten (Treppenzellen). Sind die leistenförmigen Wandverdickungen zu einem Netze angeordnet, so schließen dessen Maschen die nicht verdickten Stellen (Tüpfel) ein Netzfaserzellen). Spaltenförmige Tüpfel, besonders bei mechanisch wirkenden Zellen (Bast- und Halszellen), wo der Spalt meist in der Richtung einer

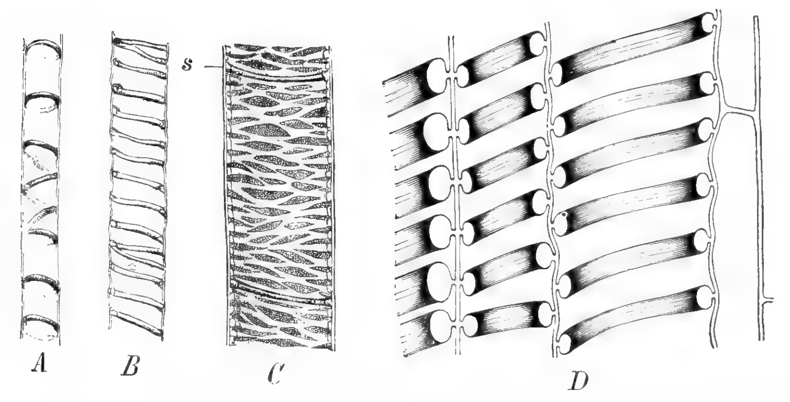


Fig. 7. *A*, *B* und *C* Teile von Tracheïden und von einem Gefäß. *A* und *B* Ring- und Schraubentracheïde, *C* Netzgefäß, *D* Teil eines Längsschnittes durch 3 Schraubengefäße. (Nach Strasburger.)

linksschiefen Spirale verläuft. Die lokalen Wandverdickungen treten oft auch in Form eines oder mehrerer, parallel schraubenlinig aufsteigender, der Wand angesetzter Leisten auf: Spiralfaserzellen oder geschlossener paralleler Ringe: Ringfaserzellen (Fig. 7). Alle diese besonderen Formen der Wandverdickung stehen im Dienste besonderer Funktionen der betreffenden Zellen.

Von besonderem Interesse in dieser Richtung sind eigentümliche, nach außen hin erweiterte Tüpfel bei gewissen Holzzellen, die sogenannten Hoftüpfel. Die „Schließhaut“, d. h. die unverdickte Zellwand, welche die aufeinandertreffenden Tüpfel trennt, ist hier in der Mitte zu dem sogenannten Torus verdickt (Fig. 8). Sie vermag sich nach der einen oder anderen Seite vorzuwölben und mit ihrem

Torus den engen Ausgang des Tüpfels auf der entsprechenden Seite zu verschließen; es kommen so gewissermaßen Klappenventile zustande, welche für die Funktion der betreffenden Zellen (Wasserleitung) wichtig sind. Betrachtet man einen gehöften Tüpfel von der Fläche her, so erscheint er in Gestalt von zwei konzentrischen Kreisen. Der kleinere innere Kreis ist die enge Mündungsstelle des Tüpfels in den Zellraum, der große äußere Kreis seine weiteste Stelle, mit der er an die primäre Wandung grenzt.

Die Bedeutung der Zellmembran als eines Schutzmittels gegen äußere Schädlichkeiten tritt nirgends deutlicher hervor, als bei den Zellen der Epidermis, deren Außenwände sich wenigstens bei den Landpflanzen fast immer und in manchen Fällen außerordentlich stark verdickt erweisen, wozu dann noch Unterschiede im chemisch-physikalischen Verhalten kommen. Gerade die Epidermiszellen liefern auch mit die interessantesten Beispiele von chemischer Verschiedenheit der sukzessive abgelagerten Schichten (Fig. 9). In der Regel lassen sich in der stärker verdickten

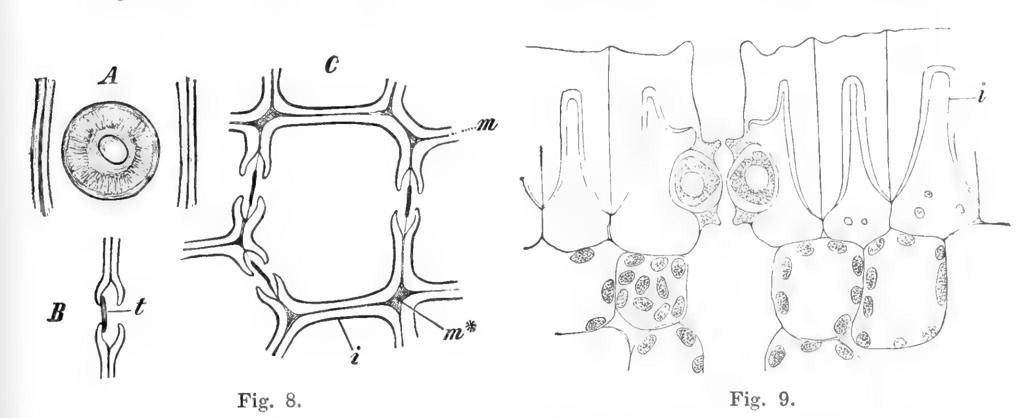


Fig. 8. Fig. 9.

Fig. 8. Aus dem Holz der Kiefer. *A* Radialer Längsschnitt und Hoftüpfel der Flächenansicht. *B* Tangentialer Längsschnitt mit Hoftüpfel im Querschnitt, *t* der Torus. *C* Querschnitt durch eine Tracheïde, *m* Mittellamelle, *m** ein Zwickel derselben, *i* das Grenzhäutchen. (Nach Strasburger.)

Fig. 9. Querschnitt durch die Epidermis von *Aloe nigricans*. *i* innere nicht kutinisierte Verdickungsschicht. (Nach Strasburger.)

Außenwand zwei deutlich verschiedene Lagen unterscheiden. Während die innerste (jüngste) Schicht aus Cellulose besteht, erscheint die Hauptmasse der „Cuticula" durch Einlagerung wahrscheinlich fettähnlicher Substanzen (Cutin) verändert und daher besonders widerstandsfähig. Neben der rein mechanischen Leistung (Erhöhung der Festigkeit) spielt die Cuticula pflanzlicher Epidermiszellen aber auch noch eine wichtige Rolle als Mittel, die Transpiration einzuschränken, da die cuticularisierten Verdickungsschichten für Wasser nur schwer oder gar nicht permeabel sind. Extreme Verhältnisse in dieser Richtung bieten einerseits die submersen Wasserpflanzen mit kaum verdickter Außenwand der Epidermiszellen und die Xerophyten (Wüstenpflanzen) mit ihren enorm entwickelten Cuticularschichten.

Sehr häufig tritt auch innerhalb der einzelnen Verdickungsschichten in Richtung ihrer Fläche eine Sonderung in nebeneinanderliegende Stellen stärkeren und schwächeren Lichtbrechungsvermögens von ähnlicher Art auf, wie bei der Schichtung in Richtung der Dicke der Zellwand. Dann erscheint dieselbe, von der Fläche gesehen, von Streifen oder Streifensystemen durchzogen, die in den einzelnen Fällen eine sehr verschiedene Orientierung zeigen. So verlaufen dieselben bisweilen (besonders bei gewissen Algen, wie *Cladophora*, *Chaetophora* u. a.) der

Längsachse parallel oder in transversaler Richtung. In anderen Fällen wieder zeigt die Streifung einen schrägen Verlauf und bildet je nach der Pflanzenart verschieden große Neigungsmittel mit der Längsachse. Oft sind 2, 3 oder selbst 4 sich kreuzende Systeme solcher Streifen vorhanden (Fig. 10). Als Beispiele wollen wir einerseits Bastzellen und andererseits die Holzzellen (Tracheiden) der Coniferen noch etwas näher betrachten, weil die betreffenden Strukturverhältnisse auch für die Auffassung des Baues gewisser tierischer Skelettsubstanzen von großem Interesse sind. Untersucht man eine geeignete Bastzelle (Apocyneen, Asclepiadeen, Linum) bei genügend starker Vergrößerung, so erkennt man neben der dem Kontur parallelen Schichtung „als schwarze Linien in einer oder in zwei Richtungen, meist aber in ziemlich spitzen Winkeln zur Zellachse orientiert, die Streifung Fig. 10 a, b). Auf guten Querschnitten sieht man die konzentrische Schichtung von der Streifung radial durchsetzt (Fig. 10 c). Wie in der Flächenansicht, erscheinen auch hier die dunklen Streifen als breitere oder schmalere Linien, meist jedoch mehrmals schmaler als die hellen Streifen. In aufeinanderfolgenden Schichten ent-

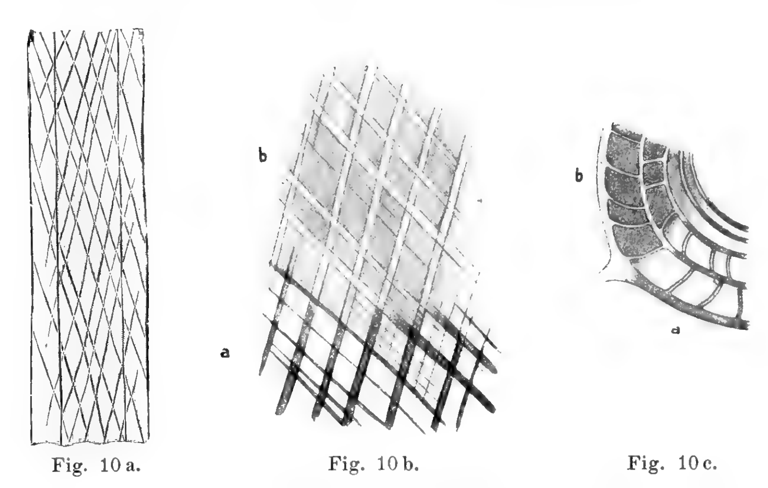


Fig. 10 a. Fig. 10 b. Fig. 10 c.

Fig. 10 a. Teil einer gestreiften Sklerenchymfaser von *Vinca*. (Nach Strasburger.)

Fig. 10 b. *Vinca minor*, Streifung der imbibierten Membran einer Bastzelle, *a* bei richtiger, *b* bei zu tiefer Einstellung. (Nach Correns.)

Fig. 10 c. Querschnitt einer Bastzelle von *Nerium*. *a* bei richtiger, *b* bei zu tiefer Einstellung. (Nach Correns.)

sprechen sich die Streifen nur zufallsweise und sind gewöhnlich nicht ganz gerade und genau radial, sondern etwas schief gestellt“ (Correns, 41 u. 42). Wo in einer Membran zwei Streifensysteme vorhanden sind, läßt sich nach Correns (was ich vollkommen bestätigt finde) meist schon in der Flächenansicht zweifellos feststellen, daß die breiten dunklen Streifen beider Systeme verschiedenen Schichten angehören. Für die Bastzellen von *Raphia vinifera* gibt Sonntag (216) an, daß in der äußeren Membranschicht der Winkel der Streifung zur Längsachse 50—60° beträgt, während in der Innenmembran dieselbe unter 22—25° aufsteigt, d. h. in der inneren Lamelle haben die Spiralen eine viel größere Steilheit als in der äußeren. Auch die Streifung der Tracheidenmembran im Coniferenholze beruht nach Krieg (116) auf einer inneren Differenzierung der Membran in abwechselnd dichtere und minder dichte Lamellen, wobei aber die ersteren ins Lumen der Zelle vorspringen und so eine Rillung erzeugen, der der Hauptanteil der Streifungserscheinung zufällt (Fig. 11 a, b). Nach Correns (41)

und DIPPEL (51, 52) sollte dieselbe in diesem Falle immer „auf feiner spiraliger Wandverdickung“ beruhen.

Hält man sich zunächst nur an die Bastzellen, so scheint deren Streifung auf den ersten Blick auf einen fibrillären Bau der betreffenden Zellmembranen hinzudeuten, und es war das in der Tat die ursprünglichste Ansicht (VALENTIN 1837, MEYEN 1837, AGARDH 1852, CRÜGER 1855, SCHACHT 1854). Diese Meinung wurde hauptsächlich unter dem Einfluß der Arbeiten von NÄGELI (158) verlassen und durch eine neue ersetzt. H. v. MOHL (146) hatte Fibrillen in den gestreiften Membranen auf keine Weise isolieren können. Dagegen hielt er es für möglich, daß „jene Streifen nur die Andeutungen von einer ungleichförmigen, nach der Richtung der Spirale geordneten Anordnung der Moleküle der Zellmembran sind“, eine Ansicht, die meines Erachtens die größte Wahrscheinlichkeit besitzt. Nach NÄGELIS Auffassung, dem sich später namentlich CORRENS (l. c.) anschloß, beruht die Streifung wie die Schichtung der Zellhaut auf einem verschiedenen

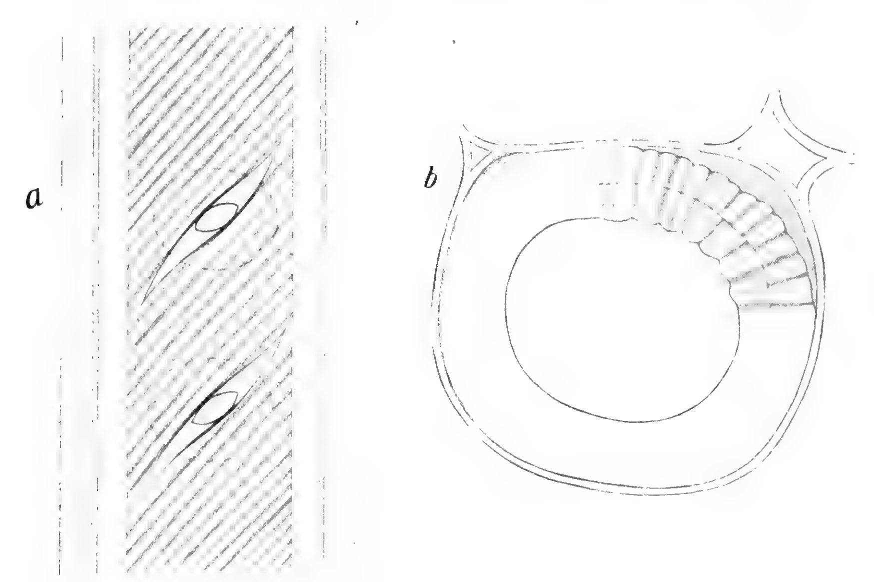


Fig. 11. *Pinus silvestris.* Gestreifte Tracheïde. *a* Flächenansicht, *b* Querschnitt. (Nach KRIEG.)

Wassergehalt und der dadurch verursachten verschiedenen Dichte der abwechselnden Streifen resp. Schichten. Dabei vertrat NÄGELI zugleich die Ansicht, daß in einer und derselben Schicht zwei verschiedene, sich kreuzende Streifensysteme gleichzeitig bestehen können.

Dieser Meinung hat sich neuerdings auch BÜTSCHLI (35) angeschlossen, weicht aber freilich sonst in der Deutung sehr wesentlich ab. Er schreibt der pflanzlichen Zellhaut durchwegs einen wabigen Bau zu und bezieht sowohl Schichtung wie Streifung auf die verschiedene Größe, Form und Anordnung der Wabenräume.

Seiner Auffassung zufolge ist die Kreuzstreifung der gequollenen Membran in jeder Einzelschicht vorhanden und beruht daher auf einer wirklichen Durchdringung, nicht jedoch auf einer Ueberkreuzung von Fibrillen der aufeinanderfolgenden Schichten. Es setzt das voraus, daß die Hohlräumchen der Waben (oder Maschen) bzw. auch die sich aus solchen Hohlräumchen zusammensetzenden schwächer brechenden Zwischenräume der Spiralstreifen und die schwächer brechenden Schichten des Längs- und Querschnittes von wässeriger Flüssigkeit erfüllt und

deshalb so schwach brechend sind. Es würde daher sowohl nach NÄGELIS wie nach BÜTSCHLIS Auffassung der Unterschied der dichten und weniger dichten Schichten der Zellhaut auf der Verschiedenheit des Wassergehaltes beruhen, welche jedoch BÜTSCHLI nicht auf stärkere micellare Anziehung zu Wasser bezogen wissen will, sondern vielmehr auf eine gröber wabige Struktur, die es bedingt, daß diese Schichten relativ mehr Wasser und weniger feste Substanz enthalten als die dichteren.

Wieder in ganz anderer Weise wird der feinere Bau der pflanzlichen Zellhaut von JUL. WIESNER (248, 249) aufgefaßt. Ihm zufolge „kann man die Membran als geschichtet betrachten, man kann sie aber mit demselben Recht als fibrillär gebaut ansehen. Sie besteht aber, streng genommen, weder aus Schichten noch aus Fibrillen, sondern aus ‚Hautkörperchen‘ (Dermatosomen), die in der Regel nicht vollständig gleichartig verteilt, aber stets in bestimmter Weise angeordnet sind und sich dann entweder zu Fibrillen oder zu Schichten oder zu beiden vereinigen können“. WIESNER gelangte zu dieser Ansicht durch Anwendung eines besonderen „Zerstäubungs- (oder Karbonisierungs-)Verfahren, wobei die betreffenden Fasern oder Gewebe 24 Stunden in verdünnter HCl ($^1/_2$—2-proz.) eingelegt und nach dem Abpressen auf 60—70° C erhitzt werden. Sie zerfallen dabei in eine überaus feine, staubige Masse. Unter dem Mikroskop erscheinen die zerstäubten Gewebe als eine Unmasse von Zellhautfragmenten, welche aber sonst keine Veränderung erlitten zu haben scheinen. Durch Einwirkung bestimmter Reagentien tritt jedoch ein tiefgehender Zerfall dieser Hautstücke ein. Läßt man auf dieselben abwechselnd Kalilauge und HCl wirken und übt auf die Zellen sodann einen Druck aus, so zerfallen die Wände in feine Fibrillen und diese hierauf in überaus feine, rundliche Körnchen. Die kleinen Gebilde sind die Hautkörperchen (Dermatosomen), durch deren Vereinigung die Fibrillen zustande kommen, und diese reihen sich in der Richtung der Oberfläche der Zelle zu dem zusammen, was man sonst als Schichtung bezeichnet. Die freigewordenen Dermatosomen bestehen nach J. WIESNER nur aus Cellulose. Als Bindemittel fungieren entweder Reste von Eiweißkörpern oder Abkömmlinge von solchen. „Da diese Körper in der Lichtbrechung von der Cellulose in der Regel verschieden sein werden, so erklärt sich der geschichtete und fibrilläre Charakter der meisten Zellhäute, der ja nur dadurch zustande kommen kann, daß schichten- oder streifenweise Substanzen verschiedener Lichtbrechung miteinander abwechseln. Je nach der Orientierung der Bindesubstanzen werden die Dermatosomen mehr oder minder deutlich zu Fibrillen bzw. Schichten und Scheiben vereinigt erscheinen. Bei verschwindender Kleinheit der Bindesubstanzen nimmt die Membran einen homogenen Charakter an.“ (WIESNER.) Diese Hypothese macht zwei Voraussetzungen, einmal die Existenz präformierter kleinster Celluloseköperchen (Dermatosomen) und dann das Vorhandensein von Eiweiß (Plasma) innerhalb der Zellhaut.

Was das erstere anlangt, so hat schon PFEFFER gegen WIESNER die Tatsache geltend gemacht, daß feine Collodiummembranen, welche durch Reduktionsmittel (Eisenchlorür) denitriert, d. h. in Cellulose rückverwandelt worden waren, bei Anwendung des WIESNERscher Zerstäubungsverfahrens gleichfalls in solche feine Körnchen zerfallen. BÜTSCHLI, welcher auch solchen Collodiumhäuten eine wabige Struktur zuschreibt, glaubt, daß die bei Karbonisierung derselben übrig bleibenden Körnchen und Stäbchen nichts weiter sind als „die zertrümmerten kleinsten Teilchen des Gerüstwerkes, namentlich dessen Knotenpunkte“ und ist der Meinung, daß auch bei wirklichen Zellhäuten der körnige Zerfall derselben bei der Karbonisierung eine Folge ihrer feinwabigen Struktur ist. Was nun den Eiweißgehalt der Zellhäute betrifft, so glaubte WIESNER zeigen zu können, „daß wenigstens die jugendlichen Zellmembranen stets eiweißhaltig sind“, doch soll es sich auch in Membranen solcher Zellen finden, deren Plasma abgestorben ist und von denen angenommen werden darf, daß sie tot sind. Diesen Behauptungen wurde von anderer

Seite lebhaft widersprochen (STRASSBURGER, 233, KLEBS, 105, A. FISCHER, 63, CORRENS, 43), doch trat STRASSBURGER für die Annahme ein, daß in Membranen, welche weitere formative Veränderungen erfahren, Cytoplasma „einwandere“. A. FISCHER sprach sich auf Grund der als Eiweißreaktion pflanzlicher Membranen gedeuteten Reaktionen dahin aus, daß nicht Eiweiß, sondern wohl ein Spaltungsprodukt desselben (vielleicht Tyrosin) in den Membranen vertreten sei.

Es ist gewiß nicht leicht, diese einander zum Teil widersprechenden Meinungen gegeneinander kritisch abzuwägen, wenn man nicht selbst über ein großes Untersuchungsmaterial verfügt. Gleichwohl scheint es mir am Platze, schon hier auf gewisse Strukturverhältnisse tierischer Zellprodukte hinzuweisen, die, wie später noch eingehend zu besprechen sein wird, in sozusagen vergröberter Weise den Bau geschichteter und gestreifter Pflanzenzellenmembranen wiederholen. Es sind dies die mechanisch so wichtigen Cuticularbildungen von Würmern und Arthropoden, denen BÜTSCHLI zwar ebenfalls einen Wabenbau zuschreiben will, denen aber meiner Ueberzeugung nach entschieden eine fibrilläre Struktur zukommt.

Die Uebereinstimmung des Baues der mechanisch ebenfalls stark beanspruchten gestreiften Bastzellen mit jenen tierischer Cuticularbildungen prägt sich nicht nur in dem geschichteten Bau und in der Beschaffenheit der einzelnen Schichten, sondern auch darin aus, daß diese in beiden Fällen nicht kontinuierlich oder wenigstens nicht gleichmäßig abgelagert werden, sondern von verschieden gestalteten Lücken durchsetzt sind, welche in den einzelnen Schichten miteinander korrespondieren und so zur Entstehung radiärer Porenkanäle führen. Form und Anordnung dieser Substanzlücken (Tüpfel) erinnert — und dies ist sehr bedeutungsvoll — bei den Bastzellen oft in auffallendster Weise an die entsprechenden Strukturverhältnisse in den Chitinschichten des Exoskelettes der Käfer und in der „Cuticula“ mancher Würmer. In beiden Fällen handelt es sich um spaltförmige Lücken, deren Ort und Richtung entweder in allen einzelnen Schichten übereinstimmt, oder aber es findet eine Ueberkreuzung der korrespondierenden Spalten in je zwei unmittelbar benachbarten Schichten statt.

Bei den echten Bastzellen sowie bei Libriformzellen sind die untereinander parallelen Spalten in einer linksschiefen Spirale geordnet, so daß in je zwei sich berührenden Zellen die Tüpfel sich kreuzen. Dasselbe findet aber, wie bereits NÄGELI wußte, auch bisweilen schon innerhalb der Wand einer und derselben Zelle statt, indem die Längsachse des spaltenförmigen Querschnittes der Tüpfel in den äußeren Wandschichten einer linksgewundenen, in den inneren einer rechtsgewundenen Schraubenlinie entspricht und dann ist die Aehnlichkeit mit den sich überkreuzenden Spalten je zweier benachbarter Chitinlamellen noch auffallender. Nun läßt sich in gewissen Fällen mit absoluter Sicherheit feststellen, daß jede der letzteren aus Fasern besteht, deren Richtung in je zwei aufeinanderfolgenden Schichten verschieden ist, so daß eine Kreuzstreifung resultiert, wie sie auch für geschichtete Bastzellen meist so charakteristisch ist.

Wenn es nun auch nicht gelingt, letzterenfalls Fibrillen zu isolieren, was bei tierischen Cuticularbildungen oft außerordentlich leicht ist, so wird man doch kaum zweifeln können, daß die fragliche Struktur auch hier nur der sichtbare Ausdruck einer in bestimmter Richtung reihenförmig geordneten Lagerung der kleinsten Teilchen ist.

GAIDUKOV (66) konnte übrigens mittels des Ultramikroskopes direkt nachweisen, daß die Cellulosemembranen (*Ramie*-Fasern, leere Zellen von *Oedogonium*, Holz- und Korkzellen) „aus mehr oder weniger parallelen Reihen von Teilchen (Micellen) bestehen, zwischen denen optisch leere Reihen sich befinden. In den Celluloselamellen sind die Micellen sehr schwach leuchtend und klein, dagegen in den Holz- und Korkmembranen sehr stark leuchtend und groß“. In neuerer Zeit hat auch BRANDT (24) mit Hilfe eines besonderen Mazerationsverfahrens die Zu-

sammensetzung von *Cladophora*-Membranen aus feinsten Fasern nachzuweisen versucht.

Zugunsten einer derartigen Struktur spricht vor allem auch das physikalische Verhalten der Zellmembranen, indem, wie wir später sehen werden, die optischen Elastizitätsachsen sowie die Quellungsachsen eine ganz gesetzmäßige Orientierung zu den Streifensystemen resp. der langen Achse der Tüpfelspalten zeigen. Diese Tatsache gewinnt noch an Bedeutung dadurch, daß ganz das Gleiche auch bezüglich aller wirklich faserförmigen oder auch nur in irgendeiner Richtung gestreckten leistenförmigen Verdickungen der Zellhaut gilt. Ich befinde mich hier in voller Uebereinstimmung mit Haberlandt (79), der aus der Stellung der spaltförmigen Tüpfel bei Bastzellen auf die Richtung der Molekularreihen schließt und annimmt, daß man sich in prosenchymatischen Zellen die kleinsten Membranpartikelchen reihenweise verwachsen zu denken habe, so daß sie überaus zarte, mikroskopisch nicht mehr wahrnehmbare Fibrillen darstellen.

„Die Wandungen einer Bastzelle mit schiefgestellten Tüpfeln beständen demnach aus einem mehrfach gedrehten, von einem Kanale, dem Zelllumen durchzogenen Bündel solch feinster und überaus zahlreicher Fasern. Man könnte also die Bastzelle mit einem Tau vergleichen, dessen einzelne Fasern ja gleichfalls in Schraubenlinien verlaufen. Und so wie die Tordierung der Faserbündel des Taues die Festigkeit derselben erhöhen, so dürfte auch der schraubenförmige Verlauf der Molekularreihen in den Bastzellwänden mechanisch vorteilhaft sein“ (Haberlandt).

Wenn aber die „Streifung“ auf einer sozusagen molekular-fibrillären Struktur beruht, dann liegt es sehr nahe, auch die „Schichtung“ auf eine solche zu beziehen. Viele tierische Cuticularsubstanzen sowie auch bindegewebige Häute erscheinen im Querschnitt oft prachtvoll geschichtet, indem die Faserrichtung in je zwei aufeinanderfolgenden Lagen um annähernd 90° verschieden ist. Wenn demnach die Fibrillen in einer Lage der Schnittebene parallel verlaufen, erscheinen sie in der darauffolgenden Schicht im Querschnitt. Die durch eine solche Strukturdifferenz bedingte optische Verschiedenheit genügt meines Erachtens vollständig, um die Schichtung selbst in solchen Fällen deutlich hervortreten zu lassen, wo die einzelnen Schichten außerordentlich fein sind.

Ich halte es daher für nicht unwahrscheinlich, daß, wenn auch nicht immer, so doch in manchen Fällen, die Schichtung pflanzlicher Zellhäute auf einer ähnlichen, die Festigkeit ja sicher in hohem Grade fördernden Struktur beruht. Daneben könnten ganz wohl auch noch Differenzen des Wassergehaltes vorhanden sein, doch würde die Strukturverschiedenheit an sich völlig ausreichend sein, um die Schichtung optisch zu erklären.

B. Chemische Zusammense zung.

1. Cellulose und Hemicellulosen.

Die grundlegenden Untersuchungen, welche zu der Ansicht geführt haben, daß alle pflanzlichen Zellmembranen aus derselben chemischen Verbindung, der Cellulose, von der Zusammensetzung ($C_6H_{10}O_5$) hervorgehen, sind im Jahre 1844 von Payen (171) veröffentlicht worden. Er gibt, wie vorher schon Schleiden, Blaufärbung mit Jod und H_2SO_4 als charakteristische Reaktion auf „reine“ Cellulose an. Der Payenschen Ansicht schloß sich auch Mulder an, der zu dem Resultate gelangte, daß die Membranen aller jugendlichen Zellen aus Cellulose in nahezu reinem Zustande bestehen. In der Folge trat auch v. Mohl (142, 143, 144) für diese Einheitstheorie ein,

indem er diejenigen Fälle, wo die erwähnte Jodreaktion ausbleibt, auf eine Einlagerung „inkrustierender“ Substanzen bezieht. Sehr bald drängten die Erfahrungen auf eine Spaltung des Begriffes „Cellulose“ hin. Für die Beurteilung der Frage, ob eine Membran aus „Cellulose“ besteht oder solche enthält, wurde zunächst nur das mikrochemische Verhalten gegen Jod ($J + H_2SO_4$, Chlorzinkjod), sowie die Löslichkeit in Kupferoxydammoniak für ausschlaggebend gehalten und man definierte als reine Cellulose eine Substanz, welche jene Reaktionen gibt. Es ist dies um so bemerkenswerter, als SCHLEIDEN (199) schon 1842 den Gedanken geäußert hatte, daß es möglicherweise eine ganze Reihe von Cellulosen geben könnte, welche graduell verschieden und von denen nur wenige Glieder bekannt sind.

Ein völliger Umschwung der bestehenden Auffassung ist erst eingetreten, als man daran ging, „Cellulosen“ verschiedener Herkunft, namentlich jene Formen, die als „Reservecellulose“ in den Verdickungsschichten der Endospermzellen vieler Pflanzen abgelagert werden, makrochemisch näher zu untersuchen. Hierbei hat sich ergeben, daß es in der Tat mehrere (wahrscheinlich sogar viele) nahe verwandte, der Gruppe der Polysacharide zuzurechnende (isomere) Substanzen gibt, welche alle hinsichtlich ihres **mikro**chemischen Verhaltens die größte Uebereinstimmung zeigen, dennoch aber von chemischen Gesichtspunkten aus als ganz verschiedene Körper bezeichnet werden müssen.

Will man Cellulose möglichst rein gewinnen, so muß ein von inkrustierenden Substanzen möglichst freies Ausgangsmaterial gewählt werden; als welches sich vor allem Baumwolle oder Papier aus Leinenfasern empfiehlt. Bei hydrolytischer Spaltung (Kochen mit H_2SO_4) erhält man dann, wie BRACONNOT schon 1819 fand, Traubenzucker, und zwar nur diesen. Neuerdings ist es GILSON sowie BÜTSCHLI gelungen, diese „Dextrosocellulose“ auch kristallisiert, in Form von sogenannten Sphaeriten, von denen später noch mehrfach die Rede sein wird, zu gewinnen; es kamen dabei Lösungen reiner Zellulose in Kupferoxydammoniak zur Verwendung. Daß Traubenzucker das einzige Endprodukt der Säurehydrolyse jener Celluloseart ist, wurde auch bei der Analyse dieser Kristalle von GILSON nachgewiesen. Von mikrochemischen Reaktionen, die neben den schon erwähnten Jodfärbungen mit Nutzen verwendet werden können, sei die zuerst von GILTAY empfohlene Hämatoxylinfärbung, ferner die Tinktion mit Kongorot genannt (vgl. Biochem. Handlexikon, II, p. 218).

Was nun das Vorkommen der durch ihre große Resistenz gegen hydrolytische Agentien ausgezeichneten typischen oder echten Cellulose (Dextrosecellulose) betrifft, so findet sie sich, freilich kaum je in wirklich reinem Zustand, in den Zellwänden aller Phanerogamen. Sie ist hier wahrscheinlich das einzige Kohlehydrat, welches bei der Hydrolyse als Endprodukt d-Glukose liefert (GILSON, vgl. d. Tab. b. CZAPEK, 49, I, p. 530 ff.). Sie scheint aber auch in den Zellmembranen vieler Kryptogamen nicht zu fehlen. (Einige Meeresalgen, Moose, Farne; vgl. Biochem. Handlex., II, p. 200.) Auf alle Fälle ist es, wie schon E. SCHULZE (201), dem wir die größten Fortschritte auf dem Gebiete der Zellhautchemie verdanken, bemerkt, durchaus erforderlich, den Namen „Cellulose“ für denjenigen Bestandteil der pflanzlichen Zellmembranen zu reservieren, welcher in Kupferoxydammoniak löslich ist,

durch verdünnte Mineralsäuren, selbst in der Wärme nur wenig angegriffen wird, sich durch Jod und H_2SO_4 sowie Chlorzinkjod blau färbt und bei der Hydrolyse quantitativ **nur** Dextrose liefert.

Es hat sich nun ergeben, daß in sehr vielen Fällen neben der typischen Dextrosezellulose noch andere zelluloseähnliche Kohlehydrate (Polysacharide) vorkommen, welche, viel leichter spaltbar, bei der Hydrolyse andere Zuckerarten liefern. In erster Linie gilt dies von den „Reservecellulosen" in der stark verdickten Wand der Endospermzellen mancher Pflanzensamen.

So erhielt Reiss (189) durch hydrolytische Zersetzung der Reservecellulose der Steinnüsse und mancher anderer Samen einen rechtsdrehenden reduzierenden Zucker („Seminose"), welcher schon in der Kälte mit Phenylhydrazin ein weißes, schwer lösliches Hydrazon liefert und sich später als identisch mit Mannose erwies (Fischer und Hirschberger, 61). Neben dieser tritt in kleiner Menge auch Fruktose auf. Dagegen liefern Dattelsamen fast ausschließlich d-Mannose. Nach den grundlegenden Untersuchungen von E. Schulze und seinen Schülern ist das Vorkommen von Substanzen, welche bei der Hydrolyse neben Traubenzucker Mannose liefern, bei Pflanzensamen weit verbreitet (Kaffeebohnen, Samen von *Asparagus, Allium, Strychnos,* zahlreiche Palmen u. a.). Ohne Zweifel enthält also die „Reservecellulose" in allen diesen Fällen neben Dextrosecellulose auch Anhydride oder anhydritartige Kondensationsprodukte der Mannose, die man gegenwärtig als „Mannane" zusammenzufassen pflegt.

In Lupinensamen fand E. Schulze (mit Steiger und Maxwell, 201) eine in Wasser unlösliche Substanz, welche beim Erhitzen mit verdünnter H_2SO_4 Galaktose (bei Oxydation mittels HNO_3 Schleimsäure) liefert und offenbar auf ein in der Wand jener Endospermzellen enthaltenes „Galaktan" bezogen werden muß. Solcher Galaktane sind zurzeit eine ganze Anzahl verschiedener Herkunft bekannt und mehr oder weniger rein dargestellt (vgl. Bioch. Handlexikon, II, p. 52 ff.).

Alle bisherigen Untersuchungen weisen darauf hin, daß Membranen, in welchen neben Dextrosocellulose nur Mannane, Galaktane oder Pentosane enthalten wären, kaum vorkommen. In der Regel findet man diese Substanzen in wechselndem Verhältnisse gemischt (Gemenge, Verbindungen ?). So hat sich gezeigt, daß auch jene Samen mit verdickten Zellwänden (Reservecellulose), welche beim Kochen mit verdünnten Säuren vorwiegend Mannose als Spaltungsprodukt liefern, neben dieser auch Galaktose in nachweisbaren Mengen geben (Kaffee, Dattelkerne u. a. m.); dagegen scheinen Kohlehydrate, welche bei der Hydrolyse Arabinose oder eine andere Pentaglykose liefern, in den Samen der Palmen zu fehlen. Sehr reich an Pentosen (Pentosanen) sind dagegen nach E. Schulze die beim Vermahlen von Weizen und Roggen in die Kleie übertretenden Zellschichten. Es konnte daraus Arabinose rein, in kleinen Prismen kristallisiert gewonnen und mit Sicherheit als solche bestimmt werden. Dagegen ließ sich weder Galaktose noch Glykose nachweisen. Der neben Arabinose noch in der Mutterlauge enthaltene, schwächer rechtsdrehende Zucker erwies sich als Xylose. Es ergibt sich demnach, daß in den Zellwänden der Weizen- und Roggenkleie Anhydrite der Arabinose und Xylose sich vorfinden. Es ist denkbar, daß diese Substanzen zu einem Komplex vereinigt sind, welchen man als „Arabanoxylan" bezeichnen könnte. Für mindestens ebenso wahrscheinlich muß es jedoch nach E. Schulze erklärt werden, daß sich in den genannten Zellwänden zwei Kohlehydrate, ein Araban und ein Xylan nebeneinander vorfinden. Auch die Zellwände mancher Kryptogamen scheinen reich an Pentosanen zu sein. So findet sich in den Membranen von *Cladophora glomerata* neben Dextrosecellulose Xylan; das Lebermoos *Leioscyphus (Jungermania) Taylori* enthält Xylan, Araban, Methylpentosane und

Dextrosecellulose, ebenso *Mastigobryum trilobatum*. Bei *Sphagnum cuspidatum* wurde Xylan und Dextrosecellulose, bei *Polytrichum commune* Pentosen und Dextrosecellulose gefunden (Bioch. Handl., II, p. 44).

Nach dem Vorschlag von SCHULZE faßt man zurzeit alle diese Kohlehydrate als „Hemicellulosen" zusammen, zu welchen auch noch das den Galaktanen nahestehende (pflanzliche) Amyloid in den Verdickungsschichten der Endospermzellen der Samen von *Tropaeolum, Päonia, Impatiens* u. a. zu rechnen wäre. Es bildet gereinigt eine farblose, in kaltem Wasser unlösliche, in Kupferoxydammoniak lösliche Gallerte, die in heißem Wasser schleimig aufquillt und sich ähnlich wie Stärke schon mit Jod allein bläut. Bei Oxydation mit HNO_3 entsteht Schleimsäure und etwas Trioxyglutarsäure. Hydrolyse mit verdünnter H_2SO_4 liefert Galaktose, Dextrose und Xylose, dagegen keine Mannose und Arabinose. Ein von E. WINTERSTEIN (253) untersuchtes Amyloid enthielt jedoch reichlich Galaktoaraban.

Alle Hemicellulosen unterscheiden sich von der eigentlichen Cellulose (Dextrosocellulose) durch ihre weit geringere Widerstandsfähigkeit gegen verdünnte Säuren und andererseits durch ihre Spaltungsprodukte. Ihre Löslichkeit in Kupferoxydammoniak ist geringer als die der Cellulose, desgleichen ist ihr Verhalten den Jodreagentien gegenüber oft ein abweichendes, indem sie sich keineswegs alle bläuen, Amyloid allerdings schon mit Jod allein. Von Glyzerin werden bei 300° alle Hemicellulosen im Gegensatz zur echten Cellulose gelöst.

Es muß ausdrücklich erwähnt werden, daß sich die Begriffe Hemicellulose und Reservecellulose keineswegs decken, denn es finden sich Hemicellulosen auch in Teilen der Samen, die bei der Ernährung des Keimlings keine Verwendung finden, wie z. B. in den Samenschalen. Während Mannane (Mannogalaktane), soweit es bekannt ist, immer als Reservenahrung dienen, fungieren Galaktane und Pentosane auch als weitverbreitete Gerüstsubstanzen wie die Cellulose selbst. Auf Grund der Untersuchungen von E. SCHULZE darf man daher wohl die Cellulosen, Hemicellulosen und das Amyloid als eine Reihe chemisch verwandter Substanzen auffassen, deren Endglieder sich zwar in der Widerstandsfähigkeit gegen Lösungs- und Oxydationsmittel etc. sehr stark unterscheiden, die aber durch zahlreiche Zwischenglieder miteinander verbunden sind.

2. Verholzte, verkorkte und kutinisierte Zellen.

Wenn, wie sich aus dem Vorstehenden ergibt, schon die meisten der gewöhnlichen Zellmembranen eine verhältnismäßig komplizierte chemische Zusammensetzung zeigen und wohl nur in den seltensten Fällen aus reiner (Dextrose-)Cellulose bestehen, so gilt dies in noch viel höherem Maße von den eigentlich mechanischen Zellen der Pflanzen von den Holz- und verholzten Bastzellen.

Schon in früherer Zeit haben gerade diese die Aufmerksamkeit der Chemiker auf sich gelenkt, und seit es PAYEN 1838 gelungen war, aus „Holz" eine Substanz zu gewinnen, welche er für „Zellulose" ansprach, hat man nicht aufgehört, sich mit diesem Gegenstand zu beschäftigen, ohne daß man sagen könnte, wir wüßten heute

über die chemische Zusammensetzung der Holzmembranen genügend Bescheid. Von Payen datiert auch die Vorstellung, daß „inkrustierende Substanzen", welche einer Cellulosemembran mechanisch eingelagert sind, die charakteristischen Eigenschaften derselben im gegebenen Falle bedingen.

Als solche galt zunächst hauptsächlich das Fehlen der Blaufärbung mit Jodschwefelsäure oder Chlorzinkjodlösung, die immer deutlich hervortritt, wenn den verholzten Membranen durch das von F. Schultze 1857 eingeführte Mazerationsverfahren mit Kaliumchlorat und Salpetersäure die „Inkrusten" entzogen werden. Demgegenüber vertrat Erdmann die Ansicht, daß im Holze eine Verbindung von Cellulose mit anderen Stoffen (zuckerbildende und aromatische Gruppen) vorliegt, die er als „Glykolignose" bezeichnete.

Dieser Ansicht haben sich auch viele neuere Forscher angeschlossen und man hat für den nichtcellulosen Anteil der „Lignocellulose" den Namen „Lignin" eingeführt. Auf dem Vorhandensein dieses letzteren, welches übrigens keineswegs als einheitliche Substanz isoliert ist und von dem man nur einige Zersetzungsprodukte näher kennt, beruhen vor allem die sogenannten Holzreaktionen, die auch vielfach zum mikrochemischen Nachweis der Verholzung üblich sind. Es handelt sich dabei um charakteristische Färbungen, welche die verholzten Membranen mit verschiedenen aromatischen Verbindungen geben. Bezüglich dieser und der sehr ausgedehnten einschlägigen Literatur muß auf Czapeks Biochemie der Pflanzen und das Biochem. Handlexikon, II, verwiesen werden. Mit wenigen Ausnahmen weisen die Ligninreaktionen auf ein Gemisch von Vanillin, Methylfurfurol, Brenzkatechin, Koniferin u. a. hin, die aber wahrscheinlich nur Spaltungsprodukte des Lignins sind. Hierher gehört auch das „Hadromal" von Czapek, welches sämtliche Ligninreaktionen gibt und nach Grafe ein Gemisch von Vanillin, Methylfurfurol, Brenzkatechin und wenig Koniferin darstellt.

Neben diesen Substanzen finden sich in verholzten Membranen auch noch mehr oder weniger reichlich Pentosane (Xylan).

Im strengen Wortsinne um eine „Inkrustation" (Einlagerung) gewisser fremder Substanzen in eine Grundsubstanz (Cellulosemembran?) und dadurch bedingte Veränderung ihrer chemisch-physikalischen Eigenschaften scheint es sich bei der Verkorkung und Kutinisierung zu handeln. Als wesentlichstes Moment im chemischen Aufbau von Korkmembranen ist die hervorragende Beteiligung von Fettsäuren an der Zusammensetzung derselben anzusehen (vgl. hierzu Bioch. Handlexikon, II, p. 249 ff. und Czapek, 49).

Um eine ähnliche chemische Metamorphose wie bei der Verkorkung scheint es sich auch bei den kutikularisierten Membranen zu handeln (vgl. Biochem. Handl., II, p. 252 ff.).

3. Pektinstoffe.

In sehr weiter Verbreitung finden sich in pflanzlichen Zellmembranen Pektinstoffe.

Mit diesem Namen bezeichneten die älteren Autoren gewisse gallertige Niederschläge (Pektin), welche in verschiedenen Fruchtsäften und Pflanzenextrakten durch Alkohol entstehen. Zurzeit wissen wir nur so viel mit Sicherheit, daß es sich um Kohlehydrate handelt, welche den Hemicellulosen, Pflanzenschleimen und Gummiarten nahestehen und teils in löslicher Form als Bestandteile des Zellinhaltes vorkommen, teils in unlöslichem Zustande einen Bestandteil der Membran bilden. Nach ihrem chemischen Verhalten lassen sich zwei Reihen von Pektinkörpern unterscheiden, eine neutrale (Pektin, Pektose) und eine saure (Pektinsäure, Para- und Metapektinsäure). Bei der Hydrolyse mit verdünnten Säuren liefern die Pektine Pentosen (Arabinose, l. Xylose) manche außerdem Hexosen (Galaktose). Wirkliche Reindarstellung irgendeines Pektins (es gibt deren sicher viele verschiedene) scheint bisher nicht gelungen zu sein. Durch Einwirkung von Alkalien

in der Hitze entsteht Pektinsäure (Para- und Metapektinsäure). Pektose gilt als eine Calciumverbindung, deren Analyse nach Abzug des CaO-Gehaltes nahe auf $(C_8H_{10}O_5)_n$ stimmt. Ich verzichte darauf, die noch wenig sichere chemische Charakteristik der Pektinsubstanzen hier näher auszuführen, und verweise in dieser Beziehung auf die Darstellung bei CZAPEK (l. c.) und im Biochem. Handl., Bd. 2, p. 86ff. Dagegen müssen noch einige Angaben über die Lokalisation dieser Stoffe in der Zellmembran erwähnt werden.

Schon PAYEN hat an eine Lokalisation der Pektinstoffe in der Mittellamelle (Intercellularsubstanz) der Membranen gedacht, während MULDER annahm, daß Cellulose und Pektin in allen Zellhautschichten gleichmäßig vorkomme. PAYEN war der Ansicht, daß pektinsaurer Kalk und Kaliumpektat gleichsam als Bindemittel die Gewebszellen verkitten, weil man durch Kochen in verschiedenen Säuren oder Alkalien, oft selbst Wasser, die Zellen trennen könne und deren Wände nachher das Verhalten der Cellulose zeigen. Die ausgedehntesten Untersuchungen hierüber verdanken wir MANGIN (129—133). Auch er betrachtet die Intercellularsubstanz (primäre Membran, Mittellamelle) als aus Calciumpektat bestehend, während die sekundäre Membran ein Gemisch von Cellulose und Pektinsubstanzen sein soll und nur die tertiäre Membran aus Cellulose besteht. Behandelt man dünne Schnitte pflanzlicher (nicht verholzter oder verkorkter) Gewebe mit Kupferoxydammoniak (24 Stunden), so quillt die Cellulose zu einer gelatinösen Masse auf, welche das Innere der Zellen erfüllt. Nach Auswaschen mit Wasser und verdünnter Essigsäure erscheinen die Schnitte fast unverändert und insbesondere die Membranen von gleicher Dicke wie vorher. Mit Chlorzinkjod färben sich dieselben dann entweder gar nicht oder schwach gelb, während der gallertige Inhalt intensiv blau wird. Es ist demnach die Cellulose aus den Membranen verschwunden und erfüllt nun den Hohlraum der Zellen als gelatinöse Masse. Die ungefärbten Zellmembranen bestehen nunmehr bloß aus Pektinkörpern. Mit gewissen Farbstoffen (Methylenblau) färben sie sich intensiv und lassen alle Details der Struktur erkennen, während der Zellinhalt (Cellulose) ungefärbt bleibt.

Um speziell den Nachweis zu liefern, daß die Mittellamelle aus Pektinsäure resp. einem unlöslichem Salze derselben (Calciumpektat) besteht, läßt MANGIN auf dünne Schnitte 24 Stunden lang salzsauren Alkohol einwirken und behandelt dann mit schwacher NH_3-Lösung. Nach kurzer Einwirkung lassen sich nun die Schnitte durch gelinden Druck in die einzelnen Zellen zerlegen. MANGIN erklärt dies in der Weise, daß durch den Säurealkohol aus der ursprünglich unlöslichen Pektinsäureverbindung Pektinsäure frei gemacht wird, die dann in der Ammoniaklösung sich auflöst. In der Tat wurde auch aus der ammoniakalischen Lösung durch Säurezusatz eine gelatinöse Masse gefällt, die alle Eigenschaften der Pektinsäure zeigte.

In den Membranen junger Zellen findet sich nach MANGIN Pektose, wahrscheinlich in Verbindung mit Cellulose, welche Verbindung durch Säureeinwirkung unter gleichzeitiger Bildung von Pektinsäure gespalten wird. Wenn die Gewebe älter werden und sich die Intercellularräume bilden, nimmt das Calciumpektat immer mehr zu, die Mittellamelle verliert gänzlich ihren Cellulosegehalt, und es lagern sich in ihr knöpfchen- oder stäbchenförmige Massen von Calciumpektat ein. Es scheinen hauptsächlich die Pektose oder Calciumpektat zu sein, welche jungen Früchten ihre Härte verleihen. Mit dem Reifen tritt dann eine allmähliche Umwandlung in Pektin ein und damit eine Erweichung und Lockerung des Zusammenhanges der Zellen. Die Farbstoffe, welche zur Differentialdiagnose der Pektinsubstanzen empfohlen werden, liefern nur so lange gute Färbungen, als noch die Intercellularsubstanz unverändert ist, nämlich bei ganz jungen Früchten, nicht aber sobald die Pektinmetamorphose eingetreten ist. Die schönsten Färbungen geben Neutralviolett (1:15000) und Rutheniumrot (Rutheniumsesquichlorid) (1:10000). Das beste Unterscheidungsmittel zwischen der

unveränderten Intercellularsubstanz und der in Pektinmetamorphose begriffenen ist Zuckerlösung (35—65-proz.), die nur die letztere löst, während die erstere ungelöst bleibt. Durch Zuziehung der Färbung mit Rutheniumrot, die nur mit der unveränderten Intercellularsubstanz gut eintritt, läßt sich Beginn und Verlauf der Pektinbildung genau verfolgen. Die Färbungen werden mit fortschreitender Pektinbildung immer schwächer, und nach ihrer Beendigung lösen sich die zwischen den Zellen liegenden oft ziemlich dicken Zellwandschichten in Zuckerlösung. Die Reaktionen der unveränderten Intercellularsubstanz deuten jedenfalls auf nahe Verwandtschaft mit dem Pektin, manche darauf, daß ein Kohlehydrat aus der Gruppe des Hemicellulosen vorliegt. Es kann aber nicht sicher entschieden werden, ob sie (im Sinne MANGINS) wirklich aus Calciumpektat besteht; Cellulose, verkorkte oder Schleimmembran ist sie jedenfalls nicht. In der Regel verharrt die Intercellularsubstanz in Ruhe, bei vielen Früchten aber macht sie die Pektinmetamorphose durch, sie verdickt sich und wird in heißer Zuckerlösung löslich. Diese Lösung gelatiniert beim Erkalten und füllt als hyaline Masse den ganzen Intercellularraum aus. Das gesamte Pektin geht also durch einen Umbildungsprozeß lediglich aus der ursprünglichen Intercellularsubstanz hervor. Biologisch bewirkt die Pektinbildung eine Auflockerung der Gewebe und bereitet den Zerfall der Frucht, also die Isolierung der Samen vor (Biochem. Handl., Bd. 2, p. 92).

Wie man sieht, ist die chemische Natur der morphologisch als primäre Membran aufzufassenden Intercellularsubstanz noch keineswegs hinreichend aufgeklärt. Wir kennen nur eine Anzahl von Reaktionen, die sie von der sekundären Cellulose und der verholzten Membran unterscheiden.

Den Pektinsubstanzen chemisch nahe verwandt sind auch die Pflanzenschleime, welche bei vielen Zellen, namentlich in gewissen Samen, teils als sekundäre Verdickungsschichten, teils auch als Intercellularsubstanz entwickelt sind. Von den besonderen physikalischen Eigenschaften derselben wird im folgenden noch ausführlich die Rede sein. Bezüglich des Wenigen, was chemisch darüber bekannt ist, verweise ich auf das Biochem. Handlexikon, Bd. 2, p. 65 f.

4. Pilzcellulose.

Höchst beachtenswert ist die Tatsache, daß bei den meisten höheren Pilzen in die Zusammensetzung der Zellmembran auch ein Stoff eingeht, der sonst skelettbildend nur bei Tieren (Arthropoden) auftritt, nämlich Chitin.

Der herkömmlichen Anschauung folgend, hatte man, hauptsächlich gestützt auf das mikrochemische Verhalten Jodreagenzien gegenüber, auch für die Pilze das Vorhandensein von „Cellulose“ behauptet, und in der Tat sind eine ganze Anzahl von Fällen bekannt, wo die typische Cellulosereaktion ohne weiteres gelingt (vgl. CZAPEK, l. c., Bd. 1, p. 509. RICHTER (191) hielt sich auf Grund seiner Untersuchungen für berechtigt, anzunehmen, daß die sogenannte „Pilzcellulose“ überhaupt nichts anderes sei, als gewöhnliche Cellulose mit fremden Beimengungen, da es ihm allerdings erst nach langer Einwirkung von starkem Alkali bei Pilzmembranen gelang, die Chlorzinkjodreaktion zu erzwingen. Daß aber diese, namentlich wenn sie nicht rein blau ausfällt, keineswegs als sicherer Beweis für das Vorhandensein von Cellulose gelten kann, wurde schon bei Besprechung der Korkzellen erwähnt. Auf mikroskopischem Wege kam zuerst GILSON (71, 72) zu dem Resultat, daß in den Membranen verschiedener Pilze Chitin enthalten ist. Damit stimmt die Tatsache überein, daß sich aus Pilzen durch Erwärmung mit HCl salzsaures Glukosamin gewinnen läßt (E. WINTERSTEIN, 252). VAN WISSELINGH (255) ist es dann gelungen, das Vorhandensein von Chitin auch mikrochemisch festzustellen.

Er knüpfte dabei an die Beobachtung von GILSON an, wonach Chitin durch Erwärmung mit Kalilauge bis auf 180° C in eine Substanz übergeführt wird, die er

Mykosin nannte und die durch Jodjodkaliumlösung mit einer Spur freier Säure rötlich-violett, durch Chlorzinkjod oder Jodjodkalium und Chlorzinklösung aber blauviolett gefärbt wird. Nach seinen Beobachtungen findet sich Cellulose bei den Pilzen nur selten (Myxomyceten, Peronosporeen, Saprolegnien), Chitin wurde in den Membranen von gewissen Myxomyceten (*Plasmodiophora Brassicae*), bei Entomophthoreen, Mucorineen und Rhizopeen, ferner bei fast allen höheren Pilzen gefunden. Anscheinend schließen sich Chitin und Cellulose gegenseitig aus, wenigstens konnte VAN WISSELINGH sie in keinem einzigem Falle nebeneinander konstatieren. Dagegen scheinen andere noch wenig bekannte Kohlehydrate neben Chitin als Wandbestandteile der Pilzhyphen vorzukommen. „Was es für eine Bewandtnis mit den Membransubstanzen hat, welche sich mit Jod direkt bläuen, ist noch ganz unbekannt. Bekannt ist die Jodbläuung von den Ascusspitzen vieler Disco- und mancher Pyrenomyceten (*Sordaria, Sphaeria*), von den Hyphen des *Dematium pullulans*, den Sporenhäuten von *Schizosacharomyces octosporus* u. a. Fällen. Vielleicht stehen diese Stoffe den Hemicellulosen der Phanerogamen nahe“ (CZAPEK, l. c.).

C. Physikalische Eigenschaften.

I. Quellungsfähigkeit.

1. Allgemeines.

Eine im biologischen Sinne höchst wichtige Eigenschaft der meisten pflanzlichen Zellmembranen ist ihre Quellungsfähigkeit. Bekanntlich bezeichnet man als quellungsfähig einen Körper, der in Berührung mit einer geeigneten Flüssigkeit eine gewisse Menge davon durch Einlagerung zwischen die kleinsten Teilchen unter entsprechender Volumzunahme und ohne chemische Bindung in sich aufnimmt und, an trockene Luft gebracht, wieder abgibt. Es kann sich dabei um feste Körper oder um Gemenge einer festen und einer flüssigen Phase oder endlich auch um Gemenge zweier flüssigen Phasen handeln. Die Menge des aufgenommenen Wassers, welches uns hier als „Dispersionsmittel“ fast ausschließlich interessiert, kann je nach der Substanz sehr verschieden groß sein, doch läßt sich für einen bestimmten Stoff meist eine Grenze angeben, nach deren Erreichung keine weitere Aufnahme mehr stattfindet. Das Verhältnis zwischen fester Substanz und Flüssigkeit in diesem Stadium, dem Quellungsmaximum, wird als Quellungskapazität bezeichnet. Natürlich kann man von einem solchen in strengem Sinne nur in dem Falle sprechen, wo nicht schließlich eine völlige Verflüssigung eintritt, sondern wo der quellbare feste Körper höchstens die Konsistenz einer Gallerte annimmt. (Ich verweise in dieser Beziehung auf die ausgezeichnete Darstellung von BOTTAZZI in diesem Handb., Bd. 1, 1, p. 165 ff.).

Da ein solcher „Gel“-Zustand namentlich bei der Entstehung vieler Skelettsubstanzen eine außerordentlich wichtige Rolle spielt, so erscheint es erforderlich, auf die vielumstrittene Frage nach der Struktur solcher Gallerten, die ja nach BÜTSCHLI auch diejenige fast aller pflanzlichen und tierischen Skelettsubstanzen sein soll, näher einzugehen.

2. NAEGELIs Micellartheorie und BÜTSCHLIs Wabenlehre.

Bis auf die molekulare Struktur zurückgehend, hat NAEGELI schon vor einem halben Jahrhundert eine geniale Theorie über den Bau quellbarer Körper entwickelt, deren große Bedeutung unbestritten ist, und deren Grundgedanke ohne Zweifel

richtig ist. Wenn nicht alles trügt, so scheint namentlich die Ultramikroskopie in neuester Zeit berufen, die Naegelische Theorie, wenn auch wesentlich modifiziert, wieder neu zu beleben. Nach Naegeli sind alle quellbaren Substanzen (wie überhaupt kolloïdalen Körper) aus Molekülkomplexen (Micellen) aufgebaut, denen er kristallinische Beschaffenheit (wenigstens in bezug auf ihren inneren Bau) zugeschrieben hat. Gemeinsam wäre allen Micellverbänden, daß die einzelnen Micelle an der ganzen Oberfläche mit Wasser umgeben sind und daß der Zusammenhang nur durch größere Annäherung der Micelle, somit durch Verminderung der trennenden Wasserschicht zustande kommt, während umgekehrt „micellare Lösungen" entstehen.

Letzterenfalls wachsen die Wasserhüllen so weit, daß der Zusammenhang völlig aufgehoben wird. Die kristallinische Beschaffenheit der Micelle wird von Naegeli lediglich aus der Doppelbrechung der betreffenden Körper erschlossen. Uebrigens bezieht sich die Bezeichnung der Micelle als Kristalle nicht auf deren Gestalt, „die alle möglichen Formen zeigen kann", sondern nur auf den inneren molekularen Bau. Durch Zusammentreten mehrerer oder vieler „einfacher" Micelle bilden sich zusammengesetzte, drusenartige Micelle, die entweder „isodiametrische Körperchen bilden" oder „durch Verschmelzung einer Micellen-Reihe" linienförmige oder fibrilläre Gebilde, „wie dies für Holz und Bastzellen ihrer mechanischen Eigenschaften wegen angenommen werden muß". Wenn sich aus sogenannten micellaren Lösungen (kolloïdalen Lösungen) die Micelle ausscheiden, so kann dies in sehr verschiedener Weise geschehen. Speziell beim sogenannten Gelatinieren sollen sich nach Naegeli „unregelmäßige Micellverbände bilden, die jedoch zum Teil schon in der Lösung bestehen, indem sich die Micelle in Ketten aneinanderlegen und ein Gerüst von Balken mit weiten Maschen bilden, in welchen das Wasser eingeschlossen und durch Molekularanziehung zwar nicht in einem ganz unbeweglichen, aber doch in einem weniger beweglichen Zustand festgehalten wird. Nur auf diesem Wege wird es möglich, mit wenig Substanz und viel Wasser ein festes Gefüge herzustellen, wie es uns die Gallerten darbieten" (Naegeli).

Diese Auffassung Naegelis teilte in der Folge (in seinen ersten auf Gallerten bezüglichen Arbeiten) Van Bemmelen (15—19). Er erweiterte die Anwendbarkeit der Theorie auch auf anorgane Körper, insbesondere auf das Gel der Kieselsäure, obwohl es sich hier im Gegensatz zu den von Naegeli betrachteten quellungsfähigen Stoffen um ein nicht quellbares Gel handelt, bei dem Wasseraufnahme und -abgabe sich in ganz anderer Weise vollziehen müssen, als bei Naegelis „organisierten" Substanzen.

In der Folge wurde die Naegelische Micellartheorie mehr und mehr durch eine Lehre verdrängt, welche Bütschli (20—36) über den Bau quellbarer Körper im weitesten Umfange zu begründen versuchte, und auch Van Bemmelen schloß sich in späteren Arbeiten mehr der neuen Auffassung an. Hiernach hätte man sich die Mikrostruktur von Gallerten, was für einer Herkunft sie auch sein mögen, als feinwabig (schaumartig) vorzustellen; es sei die Substanz der Gallerten und speziell der quellbaren Körper durchsetzt von äußerst kleinen Hohlräumchen, die nach den Gesetzen der Schaumbildung zusammengefügt und dementsprechend durch zarteste Lamellen der Substanz des quellbaren Körpers voneinander geschieden sind. Während es sich in manchen Fällen um Gemenge von zwei flüssigen Phasen handelt, wobei die Wabenwände von einer wasserärmeren zähen Substanz (der „ölartigen" Flüssigkeit Quinckes) gebildet werden, während der Wabeninhalt aus der wasserreicheren flüssigeren Substanz (der Flüssigkeit B nach Quincke) bestehen soll, kommt anderenfalls eine größere Festigkeit dadurch zustande, daß entweder die Schaumwände oder die von diesen umschlossenen Tröpfchen erstarren. Wir hätten es also dann mit Gemengen einer festen und einer flüssigen Phase zu tun. Hierher würde die Mehrzahl der organisierten quellbaren Körper zu rechnen sein.

Bütschli hat seine Lehre auf breitester Basis aufgebaut und durch sorgfältige Untersuchung der verschiedensten künstlichen und natürlichen Substanzen

(Kieselsäuregallerten, Gelatine, Agar, Cellulose und Chitingebilde, Kiesel- und Kalkskelette niederer Tiere u. a.) ein ungeheures Beobachtungsmaterial beigebracht, so daß es nicht zu verwundern ist, wenn sich sehr allgemein die Ansicht durchsetzte, daß man in den mikroskopisch sichtbaren Wabenstrukturen „die letzten und feinsten Strukturelemente der Gallerten" vor sich habe.

Bei der Wichtigkeit, welche die Lehre Bütschlis für viele der im folgenden zu besprechenden Tatsachen besitzt, erscheint es geboten, noch etwas näher auf die Grundzüge derselben einzugehen. Bütschli geht aus von der Untersuchung einer Leimgallerte, die durch Abkühlung einer 10-proz. Gelatinelösung erhalten wurde. Wird ein solches „Hydrogel" mit Chromsäure oder Alkohol absolut. behandelt, so wird eine sehr feinwabige Struktur sichtbar, die, wie er annimmt, sich schon bei der Erstarrung bildet und nur deshalb unsichtbar bleibt, weil die Brechungsexponenten der beiden Phasen der heterogenen Gallerte fast ganz übereinstimmen (vgl. Schuberg, 205, p. 11 ff.). Einfach getrocknete derartige Gallerten lassen ebenfalls nichts von Wabenstruktur erkennen, „indem die Wabenräume dabei zusammensinken und schließlich ganz unsichtbar werden", wobei einerseits die Nachgiebigkeit der Wabenwände, anderseits der Luftdruck und die Kapillarität eine Rolle spielen sollen. Werden aber die Wabenwände durch geeignete Vorbehandlung (Alkohol, Xylol) starrer gemacht, so läßt sich beim Austrocknen solcher Gallerten eine vollständige Lufterfüllung der Wabenräume erzielen und damit die Struktur auch im trockenen Zustande deutlich machen.

Die Annahme Bütschlis, daß allen Gallerten und quellbaren Substanzen ein solcher Wabenbau (Schaumstruktur) zukommt, ist neuerdings lebhaft bestritten worden, und man hat namentlich auf Grund der ultramikroskopischen Untersuchung von Hydrogelen (Gelatine, Kieselsäure) betont, daß Gallerten und Lösungen sich nicht prinzipiell in dem Sinne unterscheiden, daß jenen eine sichtbare Struktur zukommt, an der zwei verschiedene Phasen beteiligt sind, diesen aber nicht, sondern daß es sich höchstens um graduelle Differenzen handelt. Menz (138) beobachtete, daß bei der Erstarrung einer stärkeren Gelatinelösung im diffus erhellten Gesichtsfeld des Ultramikroskopes zahlreiche Submikronen (d. h. nur ultramikroskopisch sichtbare Teilchen) auftreten, daß aber auch bei Abkühlung einer verdünnteren Lösung, die nicht erstarrt, die Bildung der Submikronen einsetzt.

Nach Bachmann (12) ist die Masse einer Gallerte (Gelatine, Agar, Kieselsäure) in ultramikroskopische und mikroskopische Elemente differenziert, die ihrer Größenordnung nach beide nahe an der Grenze des Auflösungsvermögens des Mikroskopes liegen. Die Gallertstruktur hat demnach ein körniges Aussehen. Die sichtbaren Gallertelemente sind selbst wieder zusammengesetzt aus Submikronen, die ihrerseits aus Amikronen bestehen; für eine solche feinere Struktur der sichtbaren Gallertelemente spricht besonders die starke lineare Polarisation des Lichtes, welches von denselben abgebeugt wird. Mit fortschreitender Erhöhung der Konzentration der gallertbildenden Stoffe nimmt die optische Heterogenität der Gallerten ab, indem die Abstände der Gallertelemente sich mehr und mehr verringern, bis endlich eine hochkonzentrierte Gallerte auch ultramikroskopisch homogen erscheint. Aus der diffusen Zerstreuung und Polarisation des Lichtes ist aber auch in solchem Falle auf eine, wenn auch sehr feine, Heterogenität zu schließen, auf deren Basis sich dann bei Zusatz von Gerinnungsmitteln (Alkohol, Chromsäure) erst die Bütschlische Wabenstruktur entwickelt, gegen deren Präexistenz der ganze ultramikroskopische Verlauf des Gelatinierungsprozesses spricht, „welcher ein unzweifelhaftes Heranwachsen amikroskopischer und submikroskopischer Gebilde, eventuell unter Teilchenaggregation zu den sichtbaren (mikroskopischen) Gallertelementen, beweist. Diese dürften wohl den „Micellverbänden" Naegelis entsprechen, während die die letzteren bildenden Amikronen mit den „Micellen"

Naegelis in Parallele gesetzt werden können (Bachmann). Jedenfalls ist die wahre Struktur der Gallerten eine sehr viel feinere, als die Bütschlische Wabentheorie behauptet (vgl auch Zsigmondy, 267). Wenn es demnach wohl als ziemlich sicher gelten darf, daß Gallerten aus einer einheitlichen chemischen Substanz eine wabige Struktur normalerweise nicht zukommt, so darf doch auf der anderen Seite die große Bedeutung der Tatsache nicht unterschätzt werden, daß sich ein solcher Bau in sehr vielen Fällen bei organisierten quellbaren Substanzen, vor allem auch beim lebenden Protoplasma sicher und oft sogar mit Leichtigkeit nachweisen läßt. Solchen Körpern kommt dann in der Regel nur eine begrenzte Quellbarkeit zu, d. h. sie vermögen nur in einem bestimmten Verhältnis Wasser aufzunehmen und sich nicht in homogene Lösungen von flüssigem Aggregatzustand zu verwandeln, wie etwa Gelatine, Gummi arabicum etc.

3. Quellbarkeit verschiedener pflanzlicher Zellmembranen.

In bezug auf die Quellungsfähigkeit bestehen bei verschiedenen pflanzlichen Zellmembranen außerordentliche Unterschiede. Das eine Extrem bilden in dieser Hinsicht die „Schleimmembranen“, wie z. B. die von *Laminaria*, oder die äußeren Zellen der Samenschale vom Lein. Andererseits sind die Wände von Korkzellen kaum quellbar, wogegen nach Naegeli in den gallertartigen Membranen der Nostocaceen und Palmellaceen auf 1 Teil fester Substanz 200 und mehr Teile Wasser kommen.

a) Quellungsrichtung.

Eine sehr bemerkenswerte Tatsache ist es, daß die durch Wassereinlagerung bei der Quellung bedingte Volumzunahme der Cellulosemembranen in verschiedenen Richtungen oft eine sehr verschiedene ist. Dieselbe kann gleichzeitig in der einen Richtung ein Minimum ausmachen, ja selbst in Kontraktion übergehen und in einer anderen Richtung das Mehrfache der früheren Länge betragen. Denkt man sich aus der Substanz derartiger Zellmembranen eine Kugel gebildet, so würde eine solche bei der Quellung nicht kugelig bleiben, sondern im allgemeinen die Gestalt eines Ellipsoïdes annehmen, dessen Achsen (entsprechend der Richtung der größten und geringsten Quellungsfähigkeit) als Quellungsachsen bezeichnet werden (Quellungsellipsoïd). Bei den meisten Zellen erfolgt nun die Wassereinlagerung ganz vorwiegend in der Radialrichtung, während sich in der Längsrichtung meist gar keine oder nur eine sehr geringe Quellung feststellen läßt. Doch gibt es von dieser Regel auffällige Ausnahmen, namentlich bei den Zellen gewisser hygroskopischen Pflanzenteile.

Es erinnert das erwähnte Verhalten pflanzlicher Zellmembranen an gewisse Eigenschaften von Kristallen, die sich ja von amorphen Körpern unter anderem auch dadurch unterscheiden, daß in jenen solche Eigenschaften, welche mit Richtungen etwas zu tun haben, verschiedene Werte an demselben Körper aufweisen, wenn man sie nach verschiedenen Richtungen mißt. Dies gilt beispielsweise von der Elastizität, der Härte, der Lichtbrechung und wohl auch von der Farbe. Bei amorphen festen Körpern tritt dies nicht ein, sie haben nach allen Richtungen gleiche Werte ihrer Eigenschaften. Wenn man nun auch nicht etwa aus dem erwähnten Verhalten der Zellmembranen auf eine kristallinische Struktur derselben schließen wird, so darf man doch wohl mit Sicherheit behaupten, daß quellbaren Körpern

mit gerichtetem Quellungsvermögen eine nach bestimmten Richtungen geordnete Lage der kleinsten Massenteilchen zukommen muß, wie man sich diese letzteren auch denken mag.

Am einfachsten läßt sich eine solche „gerichtete“ Quellung unter der Voraussetzung eines micellaren Aufbaues der Zellmembran verstehen, wenn man annimmt, daß der Zusammenhang jener Molekülgruppen in den verschiedenen tangentialen Richtungen nicht die gleiche Festigkeit besitzt. „Bilden die Micellen zusammenhängende Längsreihen, so wird die Wassereinlagerung zwischen den einzelnen Längsreihen, also in der Querrichtung leichter erfolgen, als zwischen den einzelnen Micellen der Längsreihen selbst. Wenn dagegen die Micellen zu Querreihen miteinander verbunden sind, so wird die Wassereinlagerung leichter zwischen den Querreihen, mithin in der Längsrichtung von statten gehen. Es ist dies leicht einzusehen, wenn man bedenkt, daß die einzelnen Micellarreihen lange nicht so fest verbunden sein können, als wie die einzelnen Micellen dieser fibrillenartigen Reihen untereinander zusammenhängen, und daß demnach der Einlagerung von Wasser zwischen die einzelnen Micellarreihen, d. i. senkrecht zum Verlauf derselben, ein geringerer Widerstand entgegengesetzt wird, als beim Auseinanderdrängen der einzelnen Micellen in einer und derselben Reihe.

Der Verlauf der Micellarreihen kann aus der Richtung der spaltenförmigen Tüpfel oder der faserigen Verdickungsleisten erschlossen werden, mit welcher derselbe erfahrungsgemäß stets zusammenfällt. Wenn man also an einer gestreckten Zelle longitudinal gerichtete oder in steilen Schrägzeilen angeordnete spaltenförmige Tüpfel beobachtet, so wird man daraus schließen dürfen, daß die Quellungsintensität in der Querrichtung größer ist; wenn dagegen die Tüpfel quer oder nahezu quer zur Längsachse gerichtet sind, so ist die Quellungsintensität in der Längsrichtung größer“ (Haberlandt, 79).

b) Hygroskopische Krümmungen.

Eine große biologische Bedeutung gewinnen die Quellungs- resp. Schrumpfungserscheinungen pflanzlicher Zellhäute in allen den Fällen, wo durch dieselben gewisse oft sehr lebhafte und energische Bewegungen an manchen Pflanzenteilen bewirkt werden (Imbibitionskrümmungen oder hygroskopische Krümmungen), die zumeist der Erhaltung und Fortpflanzung der Art dienen. Ueber die Mechanik dieser Bewegungen sind wir vor allem durch Untersuchungen von Steinbrinck (217—228), Zimmermann (259—262), Schwendener (219) und Eichholz (59) unterrichtet. Damit eine einseitig gerichtete Bewegung durch die Volumzunahme bei der Quellung resp. durch die Volumabnahme beim Austrocknen an irgendeinem quellbaren Objekte (einer Zelle oder einem aus Zellen bestehenden Organ) zustande kommen kann, müssen die einzelnen Seiten desselben verschieden quellbar sein, es muß die eine stark quellen, während die andere nur schwach quillt oder gar nicht.

Es bedarf demnach nur „einer ungleichen Orientierung der Schrumpfungs- und Quellungsachsen in antagonistischen Membranen oder Membranlamellen, um trotz substantieller Identität derselben intensive Trockenkrümmungen zu erzielen. In der ökonomisch-rationellen Anordnung dieser Achsen liegt nun das hauptsächliche, die Struktur der dynamischen Membranen bestimmende und ihre Formänderungen beherrschende Bauprinzip der Schrumpfungs- (resp. Quellungs-)Mechanismen“ (Steinbrinck). Alle derartigen Be-

wegungen sind im allgemeinen ganz unabhängig vom Leben der Zellen, indem bei deren Entstehung eben nur die Membranen, nicht aber der Plasmakörper und sonstige Inhalt derselben beteiligt sind.

Aus der großen Fülle von Beispielen können hier nur einige wenige erwähnt werden, die geeignet sind, die verschiedenen Bauprinzipien hygroskopischer Pflanzenorgane zu zeigen. In einer ganzen Anzahl von Fällen (viele Trockenfrüchte, welche durch Aufspringen den Samen ausstreuen) werden die hygroskopischen Krümmungen dadurch hervorgebracht, daß in den betreffenden Organen eine Kreuzung der dynamisch wirksamen Zellen stattfindet, wobei deren Wände sämtlich die gleiche molekulare Struktur, also auch gleichgerichtete Quellungsachsen besitzen. Denkt man sich die eine Seite eines beim Trocknen sich der Länge nach krümmenden Organes aus Zellen gebildet, deren längere Achse senkrecht zur Krümmungsebene steht, während auf der entgegengesetzten Seite gleichbeschaffene Zellen in Längsreihen angeordnet sind, so daß ihre langen Achsen in die Krümmungsebene zu liegen kommen, und nimmt man ferner an, daß die Quellung resp. Schrumpfung wie gewöhnlich in der Querrichtung größer ist, als in der Längsrichtung, so muß offenbar bei Wasserverlust eine Krümmung des Organes nach der Seite der quergelagerten Zellen eintreten.

In anderen Fällen findet man die Zellen sämtlicher Schichten eines Organes senkrecht zur Krümmungsachse in der Längsrichtung des Organes gestreckt. „Der Antagonismus der beiden Seiten wird dann nicht durch verschiedene Lagerung der die Krümmung bewirkenden Zellen, sondern lediglich durch entsprechende Unterschiede im micellaren Bau der Zellwände erzielt. Die Schrumpfungsachsen der Zellwände sind auf den beiden antagonistischen Seiten gekreuzt“ (Haberlandt). Dies gilt nach Steinbrinck für die Involucralblätter von *Centaurea*-Arten und anderer Compositen, die sich nach der Fruchtreife bei nassem Wetter nach einwärts, bei trockenem auswärts krümmen und so bewirken, daß die mit Flugapparaten versehenen Früchte nur bei trockenem Wetter verbreitet werden können. In solchen Fällen findet man unter der Außenseite (beim Austrocknen der Konkavseite) „prosenchymatische Zellen mit quergestellten Poren; dies deutet nach dem oben Mitgeteilten an, daß die Quellungsintensität in der Längsrichtung größer ist als in der Querrichtung; beim Austrocknen findet also in dieser Zone eine starke Kontraktion in der Längsrichtung statt. Dann folgt als zweite Zone eine Parenchymschicht mit weniger quellbaren, aber noch immer quergetüpfelten Wänden. Die dritte Zone weist gleichfalls Parenchym mit mäßig schiefen Tüpfeln auf, und als antagonistisches Gewebe der ersten Zone tritt unter der Innenseite des Blattes, beim Austrocknen der Konvexseite, wieder Prosenchymgewebe mit steil schief- oder längsgetüpfelten Wänden auf. In der ersten und letzten Zone kreuzen sich also die längsten Quellungs- resp. Schrumpfungsachsen, und da sich beim Austrocknen die erste Zone am stärksten, die letzte am wenigsten in der Längsrichtung kontrahiert, so tritt die entsprechende Krümmungsbewegung ein“ (zit. nach Haberlandt, l. c.). Wie im ersterwähnten Falle die Elemente der antagonistischen Zelllagen bei gleichliegenden Achsen der maximalen Quellung gekreuzt verlaufen, so sehen wir letzterenfalls die Zellen der betreffenden Schichten zwar in gleicher Lage parallel angeordnet, aber die Achsen der maximalen Quellung stehen in beiden zueinander nahe senkrecht. Sehr interessant ist auch die Mechanik der hygroskopischen Torsionen der geknieten Grannen gewisser Grasfrüchte sowie der Fruchtschwänze der Geraniaceen, durch deren Wirkung sich jene Früchte in den Erdboden einbohren; desgleichen der Oeffnungsmechanismus vieler Antheren, doch kann auf alle diese zum Teil sehr verwickelten Einrichtungen hier nicht näher eingegangen werden. Ich darf dafür auf die vortreffliche zusammenfassende Darstellung verweisen, welche Steinbrinck im Biolog. Centralbl., 1906, p. 657 und 721 gegeben hat. Dagegen müssen noch kurz jene Fälle Erwähnung

finden, in welchen die Quellung gewisser Anteile der Zellmembran so weit gehen kann, daß es zur Bildung von Schleim, ja selbst zu völliger Lösung kommt.

c) Schleimmembranen.

Sehr verbreitet finden sich solche „Schleimmembranen“ bei den Zellen der Frucht- und Samenschalen verschiedener Pflanzen, wo sie, wie namentlich KLEBS (100) gezeigt hat, wichtigen biologischen Zwecken dienen, indem die „Quellschichten“ als Wasserspeicher fungieren. Man findet demgemäß solche das Austrocknen der keimenden Samen verhütende Schleimgewebe namentlich bei Pflanzen trockener Standorte (Cruciferen, Labiaten). „Gewöhlich bildet die Quellschicht die oberflächliche Zellage der Frucht- oder Samenschale; so z. B. bei *Linum, Salvia, Plantago* und vielen anderen. Diese Lagerung entspricht natürlich am vollkommensten ihrer Funktion, unmittelbare Wasserzufuhr und räumlich unbeengte Quellung sind die Vorteile dieser Anordnung. Bisweilen treten aber Quellschichten auch im Inneren der Samenschalen oder an ihrer Innenfläche auf“ (HABERLANDT), ja es finden sich bisweilen Zellen mit verquellenden Membranen auch im Inneren von Laubblättern (*Loranthus europaeus*), wo sie gewissermaßen als Wasserdrüsen fungieren (vgl. HABERLANDT, l. c. p. 353).

In den meisten Fällen sind es die sekundären, oft bis zum Verschwinden des Lumens entwickelten Verdickungsschichten, welche so stark quellbar sind und dann bei Benetzung mit Wasser zu langen konzentrisch geschichteten Zylindern anschwellen können. Auf die zahlreichen, oft sehr komplizierten morphologischen Einzelheiten kann hier natürlich nicht eingegangen werden und muß auf die Spezialabhandlungen verwiesen werden (100).

4. Gallerthüllen und Stiele.

In vieler Beziehung merkwürdigen und auffallenden Verhältnissen begegnen wir bei den Schleim-(Gallert-)Hüllen mancher Algenformen und Protophyten. Die lockeren, oft in riesiger Menge auftretenden „Schleime“ von Protococciden, die scharf begrenzten und oft sehr dicken Schleimscheiden der Conjugaten, die Hüllgallerte der Desmidiaceen sowie endlich die verzweigten Stiele vieler Diatomeen geben einige Beispiele aus der Mannigfaltigkeit der Erscheinungen. Zugleich lassen dieselben erkennen, daß es sich hier offenbar um etwas ganz wesentlich anderes handelt, als bei den „Schleimmembranen“ der Phanerogamen, mit denen sie früher zusammengeworfen wurden, denn alle die genannten Bildungen zeigen ein nur begrenztes Quellungsvermögen und verraten schon dadurch eine gewisse Organisation, auch erreichen sie oft einen beträchtlichen Grad von Festigkeit. Ganz besonders charakteristisch ist aber die Entstehungsweise jener „Gallerthüllen und Stiele“, über welche wir namentlich durch Untersuchungen von KLEBS (99, 101, 102) Aufklärung erhalten haben.

Sehr entwickelt sind die Gallertscheiden bei manchen Arten von *Zygnema*. Da der Brechungsindex dieser Scheiden von dem des Wassers nur wenig verschieden ist, sind sie im ungefärbten Zustand oft nur schwer erkennbar. Die Zellhaut selbst ist dünn, nicht geschichtet, und auf ihr liegt nach außen die Gallertscheide als eine von jener scharf unterschiedene zweite Hülle. Sie besteht in den ausgesprochenen Fällen aus einer gegen Farbstoffe und Reagentien sich sehr indifferent verhaltenden Grundsubstanz und einem in Form von Stäbchen eingelagerten dichteren Bestandteil, der lebhaft gewisse Farbstoffe (Methylviolett, Methylenblau, Vesuvin) speichert und durch Kochen sowie durch Chlorzinkjod herausgelöst wird. Während die Gallertscheide an sich nur sehr wenig quellbar ist, quillt sie nach Einlagerung gewisser anorganischer, unlöslicher Verbindungen (Thonerde-Eisenoxyd-Chromoxydverbindungen) rasch auf und wird schließlich abgestoßen. In

sehr charakteristischer Weise verläuft der Vorgang bei Einlagerung von Chromgelb (Fig. 12). Die Gallertscheide erscheint nach Eintauchen der Fäden in Lösungen von Bleizucker und Kaliummonochromat goldgelb. Sofort beginnt dann der Prozeß der Abstoßung und zwar um so schneller, je weniger Chromgelb eingelagert ist. Es scheint, daß nur der Stäbchenbestandteil dabei beteiligt ist. Der ganze Vorgang beginnt damit, daß die zuvor gleichmäßig über die Membran verteilten Teilchen sich zu deutlichen Körnchen zusammenballen, welche von dem mitgerissenen Schleim verklebt und schließlich mit diesem abgestoßen werden.

Da makrochemische Analysen nicht vorliegen, die mikrochemischen Reaktionen aber nicht auf sonst schon bekannte Körper hinweisen, läßt sich über die chemische Natur der Gallertstoffe keine sichere Angabe machen. Daß die Gallerte nicht ein Produkt der Zellhaut sein kann, entsprechend etwa den Samenschleimen, sondern eine besondere selbständige Hülle der Zelle darstellt, ergibt sich aus dem geschilderten Verhalten ohne weiteres. Aeußere Schichten der Zellmembran, die etwa in ihrem Aussehen oder in ihren Eigenschaften Uebergänge zur Gallerte zeigten, lassen sich niemals nachweisen. Dagegen liegen triftige Gründe vor, anzunehmen, daß die Gallertscheide eine von der Zellhaut unabhängige Entstehung durch Ausscheidung von seiten des lebenden Protoplasten hat.

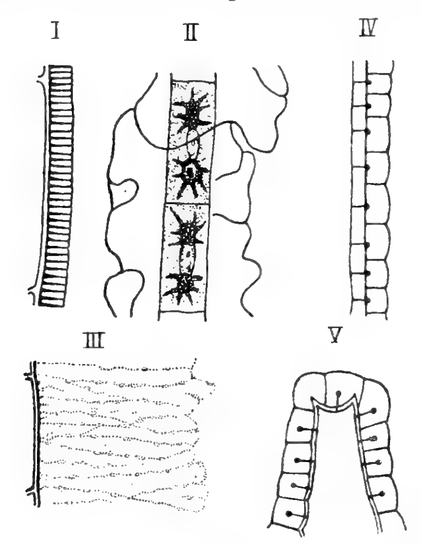


Fig. 12. I Membran und Gallertscheide von *Zygnema*. II Zwei *Zygnema*-Zellen nach Einlagerung von Chromgelb. III Membran und Gallertscheide von *Zygnema* nach Einlagerung von Chromgelb. IV Membran und Gallertscheide von *Pleurotaenium trabecula* mit Fuchsin gefärbt. V Dasselbe von *Staurastrum bicorne*. (I—III nach Klebs; IV und V nach Hauptfleisch.)

Dies geht auch aus Beobachtungen an Desmidiaceen hervor, von denen viele ebenfalls von einer Gallerthülle umschlossen werden, die oft deutliche Stäbchenstruktur zeigt (*Hyalotheca*, *Desmidium*, *Cosmarium*, *Staurastrum* und *Xanthidium*-Species) oder aus einzelnen Gallertkörnern sich zusammensetzt wie bei *Pleurotaenium*. Auch bezüglich des Verhaltens gegen Reagentien, Farbstoffe, Glykose + Pepton, Einlagerung von Niederschlägen besteht Uebereinstimmung mit der *Zygnema*-Gallerte. Nach den Untersuchungen von Hauptfleisch (85) bestehen die Gallertscheiden der Desmidiaceen aus einzelnen Prismen oder Kappen, von denen jede einem Porus der Zellmembran aufsitzt; diese Poren sind durchsetzt von Plasmafäden, die nach außen gewöhnlich in eine kugelförmige Anschwellung endigen (Fig. 12), die bei den verschiedenen Arten mehr oder weniger weit in die Gallerthülle hineinragt. Das Vorhandensein von zwei verschiedenen Substanzen innerhalb der Gallerthülle wird von Hauptfleisch für die Desmidiaceen bestritten.

Die Absonderung von Schleimfäden nach außen bildet für viele Desmidiaceen auch ein Mittel zur Bewegung, indem sich die Zellen an solchen Gallertfäden über das Substrat frei im Wasser erheben. So bildet *Closterium didymotocum* nach Klebs (99) „im Laufe weniger Stunden einen die Zelle oft an

Länge übertreffenden Schleimfaden, der meist direkt an der äußersten Endfläche ansitzt und bisweilen in zahlreiche Fädchen ausläuft. Daß ein solcher Schleimfaden nicht durch Verquellung der Zellhaut selbst entsteht, folgt schon aus der Tatsache, daß während der Ausscheidung nicht die geringste Veränderung an der Zellhaut zu beobachten ist, die stets nach außen und innen gleich scharf begrenzt erscheint.“ (KLEBS.)

Von besonderer Bedeutung in dieser Beziehung sind Beobachtungen von KLEBS über die Gallertbildung bei gewissen Euglenen (*E. sanguinea*). „Fügt man zu den schwärmenden roten Zellen sehr verdünnte Methylenblaulösung, so tritt im Moment der Berührung ein lebhaftes Hin- und Herzucken auf, und vom Körper strahlen nach allen Seiten sofort tiefblaue Gallertfäden aus, die sich zu einer Hülle in Form eines Netzwerkes vereinigen. Bei ganz langsamem Eindringen des Farbstoffes erfolgt eine unregelmäßige Ausscheidung von dichteren und weniger dichten, geraden und mannigfach gekrümmten Stäbchen, währenddessen die *Euglena* weiterkriecht, so daß oft eine große Strecke mit den blauen Gallertstücken wie besäet wird“ (KLEBS).

Es ist keine Frage, daß es sich hier um eine Reizwirkung handelt. Die Rolle des auslösenden Reizes können aber sehr verschiedenartige Momente spielen, außer Farbstoffen auch Salzlösungen, schwache Alkalien, Säuren, mechanischer Druck etc. Diese Mittel müssen eine gewisse schädigende Einwirkung ausüben; denn solche Farbstofflösungen, in denen die Euglenen lange Zeit ungestört leben können, vermögen nicht die Gallertausscheidung herbeizuführen.

Auch bei Diatomeen finden sich nicht selten Gallerthüllen, die entweder vom Innenplasma abgeschieden werden und durch die Schalenporen nach außen gelangen können oder aber das Produkt einer die Schale auch außen umgebenden Plasmaschicht darstellen.

„Wird die Gallertmasse fertig aus den Poren hervorgepreßt, so wird sie eine Schicht von Fäden um die Zelle bilden. Durch weitere Verquellung können die Fäden seitlich zur Berührung kommen; sie werden dann eine Schicht von Prismen um die Zelle bilden. Wird die Gallertmasse von extramembranösem Plasma gebildet, so wird sie von Anfang an eine zusammenhängende Schicht bilden, wenn das Plasma sich als gleichmäßige Lage über die Membran ausdehnt. Ist das Plasma auf Tüpfelflächen beschränkt, so wird die Gallerthülle auch in diesem Falle aus Prismen bestehen. In der Tat kommen solche prismatisch zusammengesetzten Gallerthüllen nach P. HAUPTFLEISCH auch bei Diatomeen (Naviculeen) vor. An der Grundfläche jedes Gallertprismas soll sich ein Plasmapfröpfchen befinden.“ OTTO MÜLLER (152) führt die ganze Gallertbildung auf die Tätigkeit des in der Rhaphe befindlichen Plasmas zurück, während SCHÜTT (209—208) die von ihm angenommenen „Poren“ ebenfalls für beteiligt hält. „Die Raphe ist jedenfalls eine sehr ergiebige Quelle für die Gallertbildung, aber nicht die einzige. In bezug auf die Gallertbildung besteht zwischen ihr und jeder der zahllosen feinen Poren nur ein gradueller, nicht ein qualitativer Unterschied. Beide sind Oeffnungen in der Membran, beide dienen wesentlich zum Austritt von Plasma, beide sind sie Vermittler der Gallertbildung.“

Eine ganze Anzahl von Diatomeenarten besitzt die Fähigkeit, außer der gewöhnlichen kieselsäurereichen Zellmembran (von der später noch die Rede sein wird) noch einen zweiten kieselfreien Membranteil auszuscheiden, der ähnlich weich und doch zähe ist, wie gequollene Gelatine. Sie wird nicht über die ganze Membranfläche, sondern an ganz bestimmten Stellen ausgeschieden. Diese Stiele wachsen, wie SCHÜTT gezeigt hat, aus anfangs polsterartigen Massen hervor und tragen schließlich an ihren Enden die sie erzeugenden Zellen („Gallertstiele“). „Bei der einen Art verzweigt sich der Stiel gar nicht, indem die Tochterzellen keinen neuen Stiel ausbilden, sondern, aneinander haftend, auf dem einen Stiel vereinigt bleiben. Bei anderen Arten verzweigt sich der Stiel mit jeder neuen Zellteilung, bei noch

anderen bleiben alle nebeneinander auf einem dicken gemeinsamen Stiel vereinigt. Bei wieder anderen bleiben mehrere Zellen auf dem alten Stiel vereinigt, und nur von Zeit zu Zeit findet mit der Zellteilung auch eine Stielteilung statt. Dabei wachsen die Stiele noch lange nach der Zellteilung in die Länge, so daß oft ganz komplizierte Bäumchen entstehen. Nach der gewöhnlichen Annahme, daß das Plasma nur innerhalb der Membran enthalten sei, würde der Stiel nur mit der toten Außenschicht des Kieselpanzers in Berührung sein, mag diese verkieselt oder verschleimt sein; dann läßt sich, wie Schütt bemerkt, sein besonderes Verhalten nicht erklären, wohl aber ist dieses leicht verständlich, wenn man annimmt, daß der Panzer mit einer extramembranösen Plasmaschicht überzogen ist, die nach innen die Kieselmembran, nach außen den weichen Stiel an bestimmten Stellen absondert.“ (Schütt, 206.)

Gallertige Ausscheidungen als Stützsubstanzen spielen auch bei vielen Protozoen (Flagellaten) eine große Rolle. Indem ich in dieser Beziehung auf spätere Kapitel verweise, sei hier nur an *Volvox* erinnert. Bei *V. globator* bilden die sehr zahlreichen Individuen eine einschichtige, oberflächliche Lage. „Der Plasmaleib eines jeden Individuums ist von einer dicken Gallertschicht umgeben. Die dicht gedrängten Gallerthüllen der Individuen platten sich gegenseitig ab, und bei Behandlung mit geeigneten Reagentien lassen sich die sechseckigen Grenzen der einzelnen Hüllen nachweisen. Diese ganze Schicht ist außen noch von einem gemeinsamen membranartigen Gallertmantel umschlossen, während der Binnenraum der Kolonie mit flüssiger Gallerte erfüllt ist. Die Plasmaleiber der einzelnen Individuen stehen miteinander durch plasmatische Verbindungsfäden in Zusammenhang.“ (A. Lang.)

Die Bildungsgeschichte der Gallerthüllen hat A. Meyer (140) bei *Volvox ertius* verfolgt. Die in Teilung begriffenen jungen Zellen der Kolonie grenzen sich zunächst gegeneinander nur durch etwas hellere Linien ab; später wird dann plötzlich eine Membran ausgeschieden, die sofort aus der Hüllamelle und der Gallertschicht besteht. Anfangs ist diese letztere dünn, wächst aber bald stark und zwar unter deutlicher Schichtenbildung.

Sieht man von den Fällen ab, wo die Ausscheidung von Gallerte ein Mittel der Fortbewegung ist, wie bei gewissen Desmidiaceen, oder der Befestigung dient, wie bei vielen Diatomeen, die auf Gallertstielen sitzen, so dürfte die Bedeutung der Schleimüberzüge bei Algen hauptsächlich in dem Schutze gegen mechanische Verletzung gelegen sein, sei es nun, daß sie sich aktiv bewegen oder passiv bewegt werden. Bei Meeresalgen, wo die passive Bewegung besonders stark ist, findet sich Schleim-(Gallert-)Bildung sehr allgemein verbreitet, wie besonders auch bei Laminarien (Guignard, 78). Auch bei der im Süßwasser vorkommenden Gattung *Batrachospermum* ist eine dicke Schleimhülle vorhanden. In rasch fließenden Bächen mit steinigem Grunde wird diese Alge fortwährend hin und her geschleudert, und nur die Gallerthülle ermöglicht es ihr, die Folgen dieser Bewegungen ohne Schaden zu ertragen.

II. Optische Eigenschaften.

1. Naegelis Hypothese kristallinischer gerichteter Micellen.

Wie die Erscheinungen der Flächenquellung mit Notwendigkeit zu der Annahme einer besonderen, nach verschiedenen Richtungen verschiedenen Struktur der pflanzlichen Zellhaut führen, so spricht auch das optische Verhalten, namentlich die Untersuchung im polari-

sierten Lichte, in gleichem Sinne. Die betreffenden Tatsachen waren es ja auch, welche NAEGELI seinerzeit dazu führten, kristallinische Micellen anzunehmen, nachdem schon früher EHRENBERG und H. v. MOHL die Doppelbrechung organisierter Substanzen auf eine kristallinische Struktur im ganzen bezogen hatten. Mit NAEGELIS Auffassung berührt sich die von BRÜCKE und später ENGELMANN bezüglich der quergestreiften Muskelfasern ausgesprochene Ansicht, daß die doppelbrechenden Schichten aus kleinsten, festen, kristallinischen Teilchen bestehen (Disdiaklasten). Sehr anschaulich schildert NAEGELI den von ihm supponierten Bau der Zellhaut und anderer organisierten Substanzen mit folgenden Worten: „Wir könnten eine Membran künstlich nachbilden, wenn es gelänge, unendlich viele kleine Kristalle mit gleichlaufender Achsenstellung durch elastische, aus einer isotropisch bleibenden Substanz bestehende Bänder oder Scharniere zu vereinigen. Eine solche Membran könnte man biegen, auseinanderziehen und zusammendrücken, ohne ihre Interferenzfarbe zu ändern. In gleicher Weise müssen in der wirklichen Membran die optisch wirksamen Elemente untereinander frei sein, etwa wie die Körner in einem Sandhaufen. Denn wären sie in irgendeiner Weise verbunden, etwa wie ein Gefüge von Balken oder wie die Wände der Bienenwaben, so würde Druck und Zug notwendig die optischen Eigenschaften ändern."

NAEGELI legt, wie man sieht, das größte Gewicht darauf, daß die Anisotropie der in Frage kommenden organisierten Gebilde (Stärkekörner, Zellhaut) nicht nur in einer besonderen Lagerung kleinster Teilchen überhaupt gegeneinander und in der davon abhängigen, verschiedenen, optischen Dichte nach verschiedenen Richtungen begründet sei, sondern daß jene selbst doppeltbrechende Kriställchen darstellen. Er stützt sich dabei hauptsächlich auf die angebliche Tatsache, daß eine organisierte Substanz im imbibierten Zustande durch Druck und Zug ihre optischen Konstanten nicht merklich ändert.

2. V. v. EBNERs Spannungshypothese.

Dieser Theorie der kristallinischen Micelle steht nun die namentlich von v. EBNER vertretene Spannungshypothese gegenüber, die sich auf die Erfahrung stützt, daß zahlreiche feste an sich isotrope Substanzen durch Druck oder Zug doppeltbrechend werden (Glas, Gelatine, Gummi u. a.).

„Ein Unterbleiben jeder optischen Reaktion bei Einwirkung von mechanischen Spannungen kann", wie AMBRONN bemerkt, „wohl nur bei flüssigen oder gasförmigen Körpern stattfinden, in allen anderen Körpern muß durch jede einseitige Spannung auch ein anisotroper Zustand herbeigeführt werden."

Im übrigen ist es bekannt, daß auch bei Flüssigkeiten (namentlich kolloïdalen Lösungen) unter ganz bestimmten Bedingungen Doppelbrechung erzeugt werden kann, wobei von den „flüssigen Kristallen" ganz abgesehen wird.

Die Annahme, daß Spannungen die Ursache der Anisotropie der organisierten Substanzen seien, geht zurück bis auf die Untersuchungen BREWSTERS (26—28), sie ist später insbesondere von MAX SCHULTZE vertreten und von VALENTIN (241) und W. MÜLLER (154a) durch für dieselbe sprechende Tatsachen gestützt worden.

In der Folgezeit war es dann vor allem V. v. Ebner, der die Spannungstheorie durch seine umfassenden Untersuchungen über die Ursache der Anisotropie organisierter Substanzen (55) in den Vordergrund gerückt hat, nachdem auf botanischem Gebiete auch Schacht (197a) und N. J. C. Müller (149—151) schon für dieselbe eingetreten waren.

Mit Recht hebt v. Ebner hervor, daß die Spannungshypothese, soweit sie für organisierte Körper in Betracht kommt, nicht an die Tatsachen anknüpfen darf, welche am künstlich gespannten Glas beobachtet werden, sondern nur an diejenigen, welche an quellungsfähigen (imbibierbaren) Substanzen festgestellt werden können. Zwischen beiden bestehen aber sehr wesentliche Differenzen. Während gespanntes Glas seine Doppelbrechung verliert, wenn es in kleine Stücke zerbrochen wird, indem es sich hier offenbar um Spannungen handelt, welche auf Gegenwirkungen größerer Massenbezirke der Substanz beruhen, verhält sich beispielsweise tierischer Leim, den man in gespanntem Zustande hat trocknen lassen, wobei er seine Doppelbrechung behält, ganz anders und zwar ähnlich wie ein anisotroper Kristall, indem selbst die kleinsten Stückchen noch deutlich doppelbrechend erscheinen. Selbst Wasserimbibition hebt die Anisotropie nicht völlig auf. Ein ganz entsprechendes Verhalten ist nun auch an organisierten imbibierbaren Körpern zu beobachten, und Naegeli hat gerade aus dem Umstande, daß durch Zertrümmerung von Zellmembranen oder Stärkekörnern die Doppelbrechung nicht aufgehoben wird, einen Beweis für seine Meinung hergeleitet, daß diese Substanzen aus kristallinischen Micellen aufgebaut sind. In der Tat ist, wie auch v. Ebner hervorhebt, gar nicht daran zu denken, „daß Spannungen, wie sie im gehärteten Glase vorhanden sind, die Ursache der Anisotropie organisierter Substanzen sind; ebensowenig können vorübergehende Spannungen, wie sie durch Druck und Zug am Glase hervorgebracht werden, ausschließlich zur Erklärung herangezogen werden; überhaupt keine Spannungen, welche auf Gegenwirkungen größerer Massenbezirke der Substanz allein beruhen“. Sowohl bei tierischem Leim, der im gequollenen Zustande durch Pressung oder Zug doppelbrechend gemacht und dann getrocknet wurde, wie bei den optisch ganz ähnlichen organisierten imbibierbaren Körpern nimmt daher v. Ebner an, „daß ähnlich, wie bei Kristallen, die nach verschiedenen Richtungen des Raumes verschiedene optische Dichtigkeit von einer bestimmten Lagerung der kleinsten Massenteilchen abhängt, die nicht durch mechanische Zertrümmerung aufgehoben werden kann. Während aber die Lagerung der kleinsten Massenteilchen, welche bei Kristallen die Doppelbrechung bedingt, direkt von der chemisch-physikalischen Beschaffenheit der Moleküle abhängig gedacht werden muß, die bei der Kristallisation in den festen Aggregatzustand eintreten, kann eine analoge Lagerung der kleinsten festen Massenteilchen einer imbibierbaren Substanz durch mannigfaltige Zug- und Druckkräfte hervorgebracht werden, welche während der Erhärtung auf dieselben einwirken.“ (v. Ebner.)

Wie man sieht, setzen beide Theorien eine im gewissem Sinne gerichtete Anordnung der kleinsten Teilchen (Moleküle, Micelle) voraus, denn eine Summation der optischen Wirkungen kann nur unter dieser Annahme stattfinden. So faßt auch Zimmermann (259, 263) seine Meinung über die Anisotropie organischer Substanzen in dem Satze

zusammen, daß sie „jedenfalls zum größten Teil durch die gesetzmäßige Anordnung der kleinsten Teilchen (Micellen) in denselben bewirkt wird“. Dabei läßt er es aber dahingestellt, ob im Sinne NAEGELIS den Micellen an und für sich Anisotropie zukommt oder nicht. In neuerer Zeit sind nun eine ganze Reihe Tatsachen bekannt geworden, welche einer solchen Annahme wieder sehr das Wort reden. Es sind hier besonders Untersuchungen von AMBRONN zu nennen, auf die ich später noch eingehend zurückkomme, sowie die merkwürdigen Eigenschaften der sogenannten „flüssigen Kristalle“.

O. LEHMANN faßt denn auch in der Tat die „gallertige“ lebende Substanz auf als ein „schwammiges Gerüst kleiner Kriställchen, welche in Muskelfasern, insofern diese optisch anisotrop erscheinen, großenteils parallel geordnet sein müssen“.

Auch die neuere Kolloïdchemie liefert der NAEGELIschen Theorie neue und, wie mir scheint, sehr feste Stützen, auch wenn man nicht so weit gehen will, wie v. WEIMARN, der den Satz aufstellte, daß nicht nur alle Suspensoïde und Emulsoïde kristallinischer Natur wären, so daß es einen „amorphen“, d. h. nicht vektorialen kolloïden Zustand überhaupt nicht gibt, sondern sogar die Ansicht vertritt, „daß der innere Zustand der Materie, welcher in den drei Formarten erscheint, einzig und allein der fest kristallinische sein kann“ (vgl. OSTWALD, 166).

Trotz aller Uebereinstimmung der optischen Eigenschaften gespannter organischer Kolloïde und organisierter quellbarer Substanzen schien doch ein ganz wesentlicher Unterschied speziell pflanzlicher Zellmembranen darin hervorzutreten, daß diese letzteren in ihren optischen Konstanten angeblich unverändert bleiben, wenn sie durch Zug oder Druck deformiert werden, und NAEGELI erblickte, wie schon erwähnt, in diesem Umstand eine der wesentlichsten Stützen seiner Theorie. Für tierische Gewebselemente (Muskeln, Bindegewebe) ist die Unrichtigkeit dieser Behauptung sehr bald erkannt worden. Größeren Schwierigkeiten begegnet die Untersuchung bei pflanzlichen Objekten. Ehe hierauf aber näher eingegangen werden kann, erscheint es erforderlich, zunächst das optische Verhalten der Zellmembranen in ihrem normalen Zustande zu besprechen.

3. Polarisationserscheinungen pflanzlicher Zellmembranen.

a) Methode der Untersuchung.

Wie seit lange bekannt ist, verhalten sich fast alle pflanzlichen Zellmembranen, wenigstens im völlig entwickelten Zustand, mehr oder weniger doppelbrechend, und es ist daher das Licht, welches durch dieselben hindurchgeht, in zwei aufeinander senkrechten Ebenen polarisiert.

Nun ist eine doppelbrechende Substanz erst dann optisch charakterisiert, wenn Lage und Form des „Elastizitätsellipsoïdes, d. h. die Richtungen der größten und kleinsten optischen Dichte festgestellt sind. Denkt man sich von einem beliebigen Punkte im Innern der Substanz aus Linien gezogen, welche die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Lichtes in den entsprechenden Richtungen darstellen, so liegen die Endpunkte dieser Linien nur dann in einer Kugelfläche, wenn Isotropie herrscht, während in einer doppelbrechenden Substanz, die dadurch charakterisiert ist, daß sich in ihr das Licht nach verschiedenen Richtungen mit verschiedener Geschwindigkeit fortpflanzt, die entsprechende Fläche ein Ellipsoïd darstellt. Die geometrischen Achsen dieses Ellipsoïdes werden als Elastizitätsachsen be-

zeichnet (vgl. Naegeli und Schwendener, 162, und Ambronn, 3). Es ist klar, daß bei der mikroskopischen Untersuchung die Elastizitätsverhältnisse immer nur in der betreffenden Durchschnittsebene des Objektes unmittelbar beurteilt werden können, so daß es praktisch im gegebenen Falle lediglich auf die Feststellung der Lage nnd relativen Größe der Achsen von „Elastizitätsellipsen“ ankommt, d. h. die Durchschnittsfigur des Ellipsoïds parallel zur Ebene des Objektes. Aufschluß über die Form und Lage der ganzen Elastizitätsfläche in der Substanz des untersuchten Objektes läßt sich nur so gewinnen, daß man die Elastizitätsellipsen an gleich dicken Schnitten untersucht, die in verschiedener Richtung geführt werden. Im einfachsten Falle handelt es sich um ein Rotationsellipsoïd, welches wieder entweder durch Rotation einer Ellipse um die große oder um die kleine Achse entstanden gedacht werden kann. Denkt man sich im Inneren eines Würfels aus Gelatine oder Glas eine Kugel umschrieben und senkrecht zu zwei gegenüberliegenden Flächen einen Druck ausgeübt, so wird aus der Kugel ein Rotationsellipsoïd (Fig. 13 A), dessen kurze Achse mit der Richtung des Druckes zusammenfällt. Umgekehrt wandelt sich die Kugel in ein in der betreffenden Richtung verlängertes Rotationsellipsoïd um, wenn auf den Würfel in gleicher Richtung Zugkräfte wirken, wobei die lange Achse der Zugrichtung entspricht. In der Kristallographie pflegt man Kristalle, in welchen die Elastizitätsfläche ein Rotationsellipsoïd darstellt, als optisch einachsig zu bezeichnen und unterscheidet wieder positiv einachsige Kristalle, wenn es sich um ein Ellipsoïd handelt, welches durch Rotation um die längere Achse entstanden ist, von negativ einachsigen, bei welchen das Gegenteil der Fall ist. Im gleichen Sinne spricht man auch von optisch einachsigen positiven und negativen organisierten Substanzen, Die Membranen der Pflanzenzellen sollen aber in den allermeisten Fällen insofern ein noch komplizierteres Verhalten darbieten, als die Elastizitätsfläche nicht ein einfaches + oder — Rotationsellipsoïd, sondern ein dreiachsiges Ellipsoïd ist, wie es den optisch zweiachsigen anisotropen Kristallen zukommt. Solche dreiachsige Ellipsoïde entstehen, wenn die Ellipse bei der Drehung um eine ihrer Achsen nicht unverändert bleibt, sondern sich verengt und erweitert, so daß ihre Punkte nicht Kreise, sondern (ähnliche) Ellipsen beschreiben. Während also ein einachsiges Ellipsoïd senkrecht zur Drehungsachse kreisförmige Querschnitte ergibt, erhält man bei einem dreiachsigen gleichfalls Ellipsen. Die Entstehung solcher dreiachsiger Ellipsoïd läßt sich am besten veranschaulichen, wenn man sich einen Würfel, wie er oben angeommen wurde, in zwei rechtwinklig aufeinander stehenden Richtungen und zwar ungleich stark komprimiert denkt (Fig. 13 B).

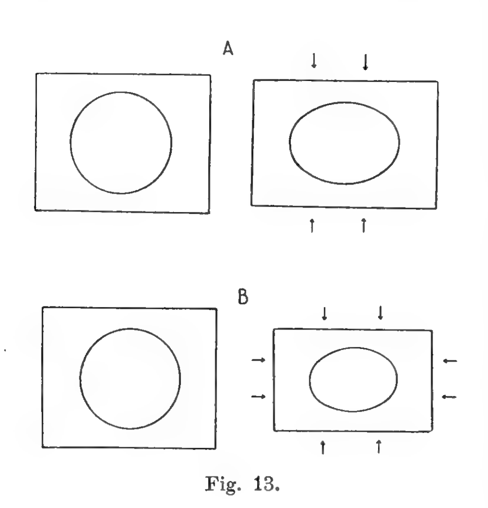


Fig. 13.

Soll nun in einem gegebenen Falle Form und Lage des Elastizitätsellipsoïdes einer Zellmembran bestimmt werden, so handelt es sich in der Regel zunächst darum, die Achsenrichtungen der Elastizitätsellipsen in der Ebene an Schnitten zu bestimmen, die in verschiedenen Richtungen durch eine Zelle geführt werden. Ist beispielsweise ein flaches Membranstück einer Pflanzenzelle gegeben, so liegen die Verhältnisse ganz ähnlich wie etwa bei einem Gipsblättchen. Ein solches erscheint

zwischen gekreuzten Nicols in allen Lagen, iu denen die Elastizitätsachsen parallel mit den Polarisationsebenen der Nicols stehen, dunkel (orthogonale Stellung), dagegen am hellsten bzw. farbig, wenn jene mit diesen einen Winkel von 45° bilden (diagonale Stellung). Da pflanzlichen Zellmembranen, von der Fläche gesehen, im allgemeinen nur ein geringer Grad von Doppelbrechung zukommt, so treten in dünnen Schichten bei Anwendung weißen Lichtes meist nur die niedersten Interferenzfarben auf, und solche Präparate erscheinen dann zwischen gekreuzten Nicols grau, bläulich oder weiß, bei Parallelstellung der Polarisationsebenen in der Lage mindester Helligkeit dagegen gelblich bis braunviolett. Nur in dickerer Schicht treten auch Farben höherer Ordnung auf. Ungleich stärker ist die Anisotropie bei manchen tierischen Gewebselementen entwickelt, so insbesondere quergestreiften Muskelfasern und Bindegewebsfibrillen. Es sind die Verhältnisse bei diesen auch insofern sehr einfach und übersichtlich, als die eine Achse des Elastizitätsellipsoïdes hier in der ganzen Ausdehnung der Fasern gleichsinnig und zwar parallel der Längsrichtung liegt.

Infolgedessen erscheinen solche Fasern in ihrer ganzen Länge gleichmäßig helleuchtend, wenn sie sich in Diagonalstellung zwischen gekreuzten Nicols befinden. Ganz analog verhalten sich auch Spiralfasern aus jungen Gefäßen verschiedener Pflanzen, wenn man sie in gestreckter Lage untersucht.

Die nächste Aufgabe ist nun die, die relative Größe der Achsen festzustellen, denn erst dann ist die Lage der Elastizitätsellipse in der Ebene bestimmt. Hierzu dient bekanntlich der Vergleich mit einem doppelbrechenden Objekt (Gipsplättchen), dessen Achsenverhältnis bereits bekannt ist (vgl. die vortreffliche, ganz elementare Darstellung bei AMBRONN, l. c., sowie insbesondere NAEGELI und SCHWENDENER, l. c.).

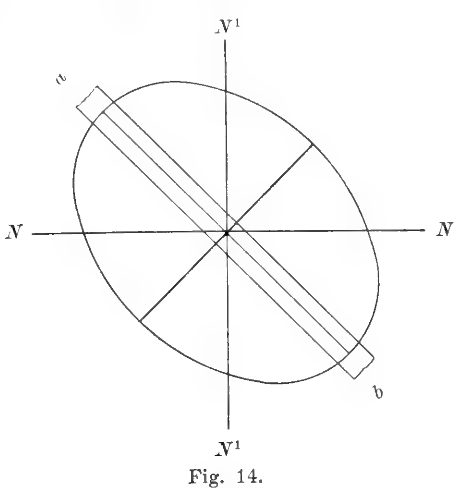


Fig. 14.

Man verwendet gewöhnlich ein Gipsplättchen, welches in Diagonalstellung als Interferenzfarbe das Rot I. Ordnung gibt. Die Elastizitätsellipse befindet sich dann in einer Lage, wie sie die beistehende Fig. 14 andeutet, d. h. beide Achsen schneiden die Polarisationsebenen der Nicols NN, N^1N^1 unter einem Winkel von 45°. Bringt man nun eine Sehnen- oder Spiralfaser (*a*, *b*) in der Lage, parallel zur langen Achse der Ellipse, unter das Mikroskop, so erscheinen solche Objekte blau oder grün gefärbt, und zwar gehören diese Farben der II. Ordnung der NEWTONschen Ringe an. Dreht man den Objekttisch um 90°, so ist die Farbe der Objekte orange oder gelb I. Ordnung. Im ersteren Falle wirkt demnach das untersuchte doppelbrechende Objekt so, als ob das Gipsplättchen dicker geworden wäre, es entstehen Farben II. Ordnung, die Phasendifferenzen im Plättchen und im Objekt müssen addiert werden. Dies kann aber nur der Fall sein, wenn die längeren Achsen der Elastizitätsellipsen im Gipsplättchen und im Objekte parallel liegen. Stehen dagegen die längeren Achsen in beiden Ellipsen senkrecht aufeinander, so müssen die Phasendifferenzen voneinander subtrahiert werden. Es entstehen Subtraktionsfarben (vgl. AMBRONN l. c. und NAEGELI und SCHWENDENER l. c.).

Das Prinzip der Additions- und Subtraktionsfarben tritt am deutlichsten in dem Falle hervor, wenn das optische Verhalten des zu untersuchenden Objektes dem des benutzten Gipsplättchens ganz gleich ist, wenn man also z. B. zwei Gipsplättchen Rot I. Ordnung miteinander kombiniert, einmal so, daß ihre gleichnamigen Achsen zusammenfallen, und dann um 90° gedreht. Im ersteren Falle erscheint als Additionsfarbe das hellere Rot II. Ordnung, anderenfalls ist die Phasendifferenz gleich Null, und es tritt Dunkelheit, d. h. völlige Auslöschung ein; eine Kombination von zwei doppelbrechenden Platten gleicher Dicke und mit gleicher wirksamer Elastizitätsellipse, rechtwinklig gekreuzt, verhält sich wie ein einfach brechendes Medium. Wäre die eine Platte aber um den Wert x dicker als die andere, so müßte im gegebenen Falle die Gesamtwirkung offenbar dieselbe sein, wie wenn eine Lamelle von der Dicke x für sich allein beobachtet würde. Ganz allgemein läßt sich daher sagen, daß die Wirkungen einer Kombination von zwei anisotropen Platten beliebiger Dicke und beliebiger Elastizitätsellipse oder einer solchen und eines Objektes mit doppelbrechenden Eigenschaften sich stets addieren werden, wenn die beiden Ellipsen gleich orientiert sind, und teilweise oder gänzlich aufheben, wenn die Ellipsen sich rechtwinklig kreuzen. Bei allen derartigen Untersuchungen, die an und für sich sehr einfach und leicht ausführbar sind, ist jedoch eine gewisse Uebung im Erkennen der Ordnungen der Farben des einzelnen Newtonschen Ringsystemes erforderlich.

b) Das optische Verhalten (getüpfelter und gestreifter Membranen).

Nur ganz ausnahmsweise bieten pflanzliche Objekte so einfache optische Verhältnisse dar, wie etwa die spiraligen Verdickungsleisten junger Gefäße, wenn man sie in geradegestrecktem Zustand untersucht, da es sich ja bei den Zellen resp. ihren Membranen in der Regel um kugelige, ovale oder zylindische Gebilde handelt, in welchen die Elastizitätsachsen nicht wie bei den oben genannten anisotropen Fasern überall gleichgelagert erscheinen, sondern vielfach ihre Lage wechseln.

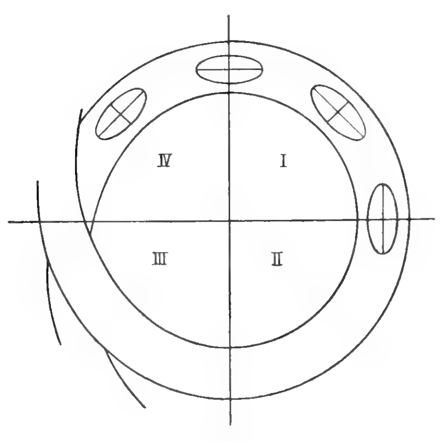


Fig. 15.

Stellt man sich etwa eine Spiralfaser zum Ring zusammengebogen vor (Fig. 15), so ist natürlich die Lage der Elastizitätsellipsen in bezug auf die Polarisationsebenen der Nicols in verschiedenen Abschnitten des Ringes sehr verschieden. Ist der Ring mit einem Male zu übersehen, so ist sofort klar, wie sich das Bild zwischen gekreuzten Nicols und bei Einschaltung eines Gipsplättchens gestalten wird. „Es sind 4 Stellen vorhanden, an denen die Elastizitätsachsen parallel den Polarisationsebenen der Nicols liegen, folglich würde ohne Gipsplättchen hier Dunkelheit eintreten, mit Gipsplättchen wird dessen Grundfarbe nicht geändert werden. Dagegen muß in allen Zwischenlagen die Farbe des Gipsplättchens entweder erhöht oder erniedrigt werden. Haben wir wie gewöhnlich ein Gipsplättchen Rot I. und geht die längere Achse der Elastizitätsellipse durch I und III, so muß in den Quadranten I und III die Subtraktionsfarbe, also Gelb, in den Quadranten II und IV die Additionsfarbe, also Blau, auftreten.“ (Ambronn.)

Ein im wesentlichen gleiches Bild liefern nun in der übergroßen Mehrzahl der Fälle auch Querschnitte durch die Membranen pflanzlicher Zellen. Untersucht man z. B. einen Querschnitt durch das Endosperm der Dattel im Polarisationsmikroskop, so sieht man ohne Gipsplättchen an jeder Zellmembran vier schwarze Partien, die dazwischen liegenden Stellen sind mehr oder weniger hell. Bei Einschaltung eines Gipsplättchens zeigen zwei gegenüberliegende Quadranten die Additionsfarbe, die beiden anderen die Subtraktionsfarbe. Bei der gewöhnlichen Orientierung des Gipsplättchens zeigen gleichfalls wieder die Quadranten I und III die Subtraktions- und die Quadranten II und IV die Additionsfarbe. Die Elastizitätsellipsen sind also in der Weise einzuzeichnen, daß die kleineren Achsen radial, die größeren tangential stehen. „Orientiert man einen Querschnitt durch Coniferenholz, wobei die einzelnen Zellen sehr regelmäßig rechteckig sind, in der Weise, daß die Seiten der Rechtecke Winkel von 45° mit den Polarisationsebenen bilden und parallel zu den Elastizitätsachsen des Gipsplättchens stehen, so zeigen alle Wandpartien parallel der längeren Elastizitätsachse die Additions-, alle übrigen die Subtraktionsfarben, und die Ecken der Rechtecke erscheinen rot." (AMBRONN.)

Vor allem ist die Tatsache zu betonen, daß erfahrungsgemäß Zellmembranen in der Flächenansicht oft nur außerordentlich schwach polarisieren. Es gilt dies selbst in solchen Fällen, wo die Dicke der Wand durch Ablagerung zahlreicher Verdickungsschichten sehr erheblich ist. So bemerkt H. SCHACHT (179a), daß auf einem radialen Längsschnitt durch das Holz von *Pinus silvestris* zwar die gehöften Tüpfel zwischen gekreuzten Nicols ein dunkles Kreuz zeigen, „die Wand aber, welcher die Tüpfel angehören, wirkt nicht doppelbrechend, dagegen erscheint der Längsschnitt der Seitenwand derselben Holzzelle mit hellem Lichte". Ganz ebenso verhalten sich die noch viel stärker verdickten und porösen Zellen des Endosperms vieler Palmen (*Phoenix*, *Phytelephas*). „Ein sehr zarter Längsschnitt gibt für den Porenkanal das Kreuz; die Wand, in welcher derselbe liegt und auf die man von oben herabblickt), wirkt dagegen nicht doppelbrechend, wohl aber erscheinen die Seitenwände im hellen Licht." (H. SCHACHT l. c.) Auch die ziemlich dickwandigen Zellen der innersten Schicht der Samenhäute der Mandel zeigen von der Fläche gesehen nach v. EBNER kaum Spuren von Doppelbrechung. Bei etwa 30mal. Vergrößerung erscheint ein solches Zellhäutchen über der Gipsplatte fast neutral; bei stärkerer Vergrößerung sieht man jedoch, „daß alle im Profil gesehenen Zellwände verhältnismäßig negativ in bezug auf die Normale der Zellflächen wirken, wie dies ja bei Cellulosemembranen gewöhnlich der Fall ist". (v. EBNER, 55). Auch die Zellmembran der Peridineen erscheint von der Fläche gesehen isotrop, während die Leisten an der Oberfläche und der optische Querschnitt der Membran sich in der gewöhnlichen Weise doppelbrechend verhalten. (SCHÜTT, 206.)

Die Ursache der Entstehung des Tüpfelkreuzes in den erwähnten Fällen, ist leicht einzusehen. Die einzelnen Verdickungsschichten sind an der Stelle eines Tüpfels nicht unterbrochen, sondern nur stark verdünnt; sie senken sich demgemäß in den Porenkanal hinein, so daß dessen Lumen im optischen Querschnitt von einem konzentrischen Schichtensystem umgeben erscheint, ganz ähnlich wie das Zellumen im Querschnitt einer ganzen Zelle. „Die Umgrenzung eines von der Fläche der Membran aus gesehenen Tüpfels, dessen Kanal der Achse des Mikroskopes parallel steht, zeigt das nämliche Verhalten, wie ein kreisrunder Durchschnitt einer Zelle; die Tüpfel sind mit dem sogenannten Polarisationskreuz bezeichnet, auch die engsten. Es geht hieraus hervor, daß die molekulare Struktur, welche die polarisierende Wirkung der Membrandurchschnitte bedingt, noch auf die Innenwände der Tüpfelkanäle auch in den Fällen sich fortsetzen muß, in welchen nicht direkt gesehen werden kann, daß an den Eingängen der Tüpfelkanäle die Lamellen ge-

schichteter Zellhäute umbiegen und den Tüpfelkanal eine Strecke weit begleiten.“ (W. HOFMEISTER, 96.)

Die angeführten Beispiele zeigen, daß unter Umständen selbst Zellmembranen von sehr bedeutender Dicke sich zwischen gekreuzten Nicols nahezu wie isotrope Platten verhalten, wenn das Licht senkrecht auf ihre Fläche fällt, während Quer- und Längsschnitte sich in der geschilderten Weise in hohem Grade optisch wirksam erweisen. Ein solches Verhalten würde sich nun leicht erklären lassen, wenn man der Membran eine (wenn auch nur im molekularen Sinne) fibrilläre Struktur zuschreibt derart, daß längs und querverlaufende Fasersysteme sich annähernd rechtwinklig kreuzen, wobei die einzelnen Fibrillen (Molekularreihen) sich optisch ähnlich verhalten, wie etwa Sehnen oder Chitinfasern, d. h. ein Rotationsellipsoïd darbieten, dessen Hauptachse parallel zur Längsrichtung liegt. Man sieht leicht, daß eine deutlich ausgeprägte Schichtung auch zwischen gekreuzten Nicols am Längsschnitt sowohl wie am Querschnitt deutlich hervortreten müßte, denn alle jene Schichten, in welchen die angenommenen Fibrillen quergetroffen sind, müßten natürlich in jeder Lage dunkel bleiben. Dies ist nun in der Tat der Fall. Nach CORRENS sind bei den Steinzellen des Markes von *Podocarpus* die (im gewöhnliche Lichte) hellen Schichten stark, die dunkeln (fast?) gar nicht doppelbrechend; die letzteren werden von Quellungsmitteln viel stärker angegriffen, wie die ersteren. Läßt man Querschnitte unter dem Polarisationsmikroskop bei gekreuzten Nicols aufquellen, so sieht man zunächst die hellen Streifen auseinanderweichen, dann werden sie schmaler und in demselben Maße als sie nun auch aufquellen, schwächer doppelbrechend, bis endlich alles verschwunden ist. Ganz ähnlich verhält es sich nach eigenen Beobachtungen an den sehr schön geschichteten Markzellen von *Clematis*, an welchen STRASSBURGER (vgl. oben p. 329) gewisse Schichten „aus quer gestellten Stäbchen“, zusammengesetzt fand. Gerade diese sind es nun, welche zwischen gekreuzten Nicols dunkel bleiben, während die anderen bei entsprechender Lage hell aufleuchten. Einen ganz ähnlichen Bau, nur in stark vergröbertem Maße und ein entsprechendes optisches Verhalten, zeigen nun auch gewisse geschichtete Chitinhäute, wo sich die „Stäbchen“ mit Sicherheit als querdurchschnittene Fibrillenbündel erweisen lassen.

Da nun in den erwähnten Fällen kein Grund vorliegt, substanzielle Verschiedenheiten der einzelnen Schichten anzunehmen, so können die optischen Differenzen wohl nur auf Unterschieden in der Struktur und einer damit verbundenen Lageverschiedenheit der anisotropen Elemente beruhen.

Um nun festzustellen, wie die ganze Elastizitätsfläche (das Elastizitätsellipsoid) in der Membran gelagert ist, und ob man es mit einem Rotations- oder dreiachsigen Ellipsoïd zu tun hat, erscheint es erforderlich, das Achsenverhältnis auch im Längsschnitt, sowie in der Flächenansicht der Membranen festzustellen. Es wurde schon oben erwähnt, daß letzterenfalls die Polarisationserscheinungen meist nur wenig deutlich hervortreten. „Untersucht man eine langgestreckte Kollenchymzelle, deren Längsachse parallel dem Objekttisch liegt, so kann man, selbst wenn die Zelle halbiert ist und nur die eine Membranhälfte zur Wirkung gelangt, nur soviel mit Sicherheit sagen, daß die längere Achse der wirksamen Elastizitätsellipse der Längsachse der Zelle parallel liegt (Fig. 16 I), denn die Membran zeigt Additionsfarben, wenn die Längsachse der Zelle mit der größeren Achse des Gipsplättchens zusammenfällt.“ (AMBRONN.) Da nun am Querschnitt die kleinere Achse der nunmehr wirksamen Elastizitätsellipse wie gewöhnlich radial orientiert ist (Fig. 16 II), so gewinnt es den Anschein, daß die ganze Elastizitätsfläche kein Rotationsellipsoïd ist. Prüft man endlich noch einen Längsschnitt (Fig. 16 III), so findet man in der Regel, wie bei der Flächenansicht, eine Elastizitätsellipse, deren längere Achse der Zellachse parallel verläuft. „Wir haben nun drei aufeinander senkrechte Durchschnittsfiguren durch die Elastizitätsfläche

und **alle drei sind Ellipsen**. Nennen wir die beiden Achsen, die im Tangentialschnitt (Fig. 16 I) zur Wirkung kommen a und b, die beiden Achsen im Querschnitt (Fig. 16 II) b und c (denn b liegt ja der quergestellten Achse in I parallel) und im Radialschnitt (Fig. 16 III) a und c (denn a ist parallel der langen Achse in I und c der radial gestellten in II), so ist klar, daß a > als b und b > als c betrachtet werden muß. **Die Elastizitätsfläche muß demnach drei verschiedene Achsen besitzen, also ein sogenanntes dreiachsiges Ellipsoïd sein.** Die kleinste Achse liegt dabei radial, die mittlere und die größte tangential in bezug auf den Hohlzylinder." (AMBRONN.)

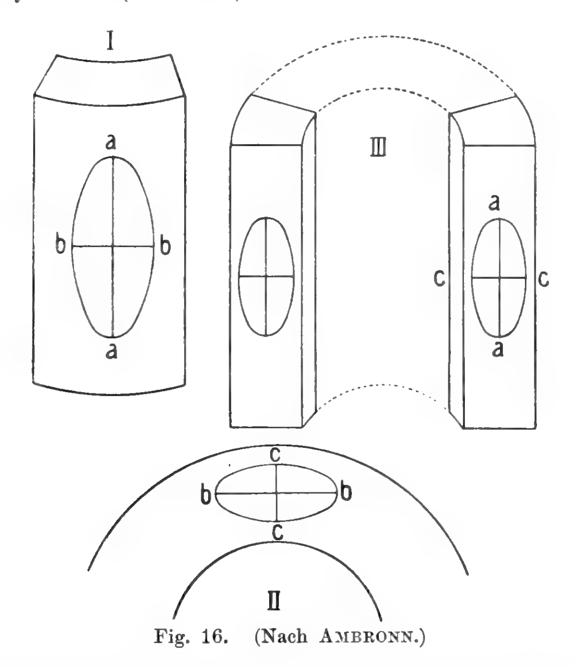


Fig. 16. (Nach AMBRONN.)

NAEGELI und SCHWENDENER (162) sind bei ihren theoretischen Erörterungen von der Voraussetzung ausgegangen, daß die doppelbrechenden Elemente, aus welchen die Schichten der Membran, eines zylindrischen oder kugelförmigen Objektes zusammengesetzt sind, überall dieselbe gesetzmäßige Anordnung zeigen und haben daher angenommen, daß eine Elastizitätsachse stets radial, die beiden anderen tangential gestellt seien. Sie heben dann aber selbst hervor (l. c. p. 354), „daß eine absolute Nötigung für die Annahme eines so regelmäßigen Baues organisierter Substanzen keineswegs besteht". So bewirkt die durch die Abwechslung verschieden dichter Schichten bedingte Ungleichheit der doppelbrechenden Kraft, daß hinsichtlich dieser letzteren eine Vergleichung von Querschnitten und Flächenansichten in der Absicht, aus den Farben, die sie hervorrufen, die relative Exzentrizität der wirksamen Elastizitätsellipsen zu erschließen, überhaupt ausgeschlossen ist (vgl. l. c. p. 355). „Ein Vergleichung im angegebenen Sinne ist daher nur zwischen den verschiedenen tangentialen Richtungen statthaft, wie sie auf Quer-, Längs- oder beliebig schiefen Schnitten, wenn sie durch einen Radius gehen, zur Wirkung kommen."

Dennoch wurde die Richtung der beiden tangential gestellten Achsen „nach dem Effekte bestimmt, den die Flächenansichten hervorrufen, oder unbestimmt gelassen, wenn diese Ansichten neutral wirkten". Die von NAEGELI und SCHWENDENER angeführten speziellen Beispiele lassen eine bemerkenswerte Unsicherheit bezüglich des Verhältnisses der angenommenen beiden kleineren Achsen des Elastizitäts-

ellipsoïds erkennen. In fast allen Fällen findet sich die darauf bezügliche Bemerkung „unbekannt“. Auch sonst sind mir aus der Literatur keine hinlänglich sicheren und genauen Bestimmungen der angeblichen drei Achsen bekannt geworden.

Es sprechen aber ganz abgesehen davon eine ganze Anzahl von Erfahrungen direkt gegen eine solche Auffassung.

Wenn sich zwei solche Fasersysteme, wie sie eben vorausgesetzt wurden, rechtwinklig überkreuzen, so tritt natürlich dasselbe ein, wie wenn man zwei doppelbrechende Platten von gleicher Dicke und mit gleicher wirksamer Elastizitätsellipse so übereinander legt, daß sie sich rechtwinklig kreuzen, sie verhalten sich beide zusammen wie ein einfach brechendes Medium. Dabei erscheint es für die optische Wirkung gleichgültig, ob die beiderlei Fibrillen in regelmäßiger Abwechslung schichtweise angeordnet liegen, wie es bei vielen aus Chitinfasern bestehenden Cutikularbildungen und bei manchen Bindegewebshäuten der Fall ist (vgl. später), oder ob sie gleichmäßig verwebt sind. Es ist leicht ersichtlich, daß eine zylindrische oder kugelige Zelle, die man sich aus einer solchen Membran gebildet denkt, durchaus das optische Verhalten darbieten würde, wie man es bei vielen Pflanzenzellen findet.

Als ein besonders bemerkenswertes Beispiel, wo man eine solche Ueberlagerung direkt sehen kann, seien gewisse Bastzellen angeführt, deren zu- und abgekehrte Wände schräge Streifen aufweisen, die unter einem Winkel von 45° im entgegengesetzten Sinne geneigt, sich rechtwinklig kreuzen. In solchem Falle erweist sich die Flächenansicht der Zelle nach Correns neutral.

Jede Abweichung von der genau rechtwinkligen Ueberlagerung, muß natürlich das Auftreten mehr oder weniger deutlicher Polarisationserscheinungen in der Flächenansicht der Membran zur Folge haben, wie man sie ja auch oft genug beobachtet. Da wir gleiches Achsenverhältnis der wirksamen Elastizitätsellipsen sämtlicher doppelbrechenden Elemente voraussetzen, so müßte dementsprechend bei gleicher Schichtdicke die optische Wirkung eines Quer- und eines Längsschnittes einer solchen Zellmembran gleich sein. Erst dann, wenn unter solchen Umständen dennoch eine Verschiedenheit der Interferenzfarben an Quer- und Längsschnitten bemerkbar würde, wäre auf eine Differenz des Achsenverhältnisses der beiden Elastizitätsellipsen zu schließen, da ja das Steigen resp. Sinken der Interferenzfarbe nicht allein von der Mächtigkeit der doppelbrechenden Schicht, sondern auch von der Exzentrizität der wirksamen Ellipse abhängig ist. Bei der Mehrzahl der bisher angestellten Beobachtungen (namentlich allen älteren vor Einführung des Mikrotoms) war die Dicke der verglichenen Schnitte sicher nicht gleich.

Es fragt sich nun, gibt, es Anhaltspunkte, welche für eine solche Auffassung der molekularen Struktur einer Zellhaut geltend gemacht werden können?

Es wäre hier zunächst an den schon erwähnten Umstand zu erinnern, daß langgestreckte Cellulosefasern, wie sie der aufgerollte Faden der Spiralgefäße darstellt, der ja nichts weiter ist, als eine besonders differenzierte Verdickungsschichte, sich optisch ganz so verhalten, wie eine Sehnen- oder Muskelfaser. „Die einzelnen Spiralfasern verhalten sich im Querschnitt ziemlich neutral, ihre größte Elastizitätsachse ist longitudinal.“ (Naegeli und Schwendener.) Kreisförmig zusammengebogen zeigt ein solcher Faden zwischen gekreuzten Nicols ganz das Bild eines Membranquerschnittes. So kommt es auch, daß bei einer bestimmten Orientierung eines Spiralgefäßes über einer Gipsplatte Rot I. Ordnung das Verdickungsband und der optische Längsschnitt der Zellmembran komplementär gefärbt erscheinen. Fällt die Längsachse des Gefäßes mit der großen Achse der Elastizitätsellipse des Gipsplättchens zusammen, so kann z. B. der Faden subtraktionell gelb, der optische Durchschnitt der Zylinderwand additionell blau erscheinen. Daraus folgt aber, daß die optische Elastizität in der Richtung parallel dem Schraubenbande dieselbe ist, wie in der Richtung parallel dem optischen Längs-

durchschnitt der Zellwand. Viel bedeutungsvoller scheinen mir aber alle die Fälle zu sein, wo sich eine in bestimmtem Sinne gerichtete Molekularstruktur mikroskopisch schon im gewöhnlichen Lichte durch Streifung der Zellhaut in der Flächenansicht ausprägt. Es lassen sich dann regelmäßig ganz direkte Beziehungen zwischen der Richtung der Streifung und der Hauptachse der wirksamen Elastizitätsellipse feststellen in dem Sinne, daß diese jener parallel verläuft. Sind mehrere Streifensysteme vorhanden, so wird der Gesamteffekt in der Regel durch die Richtung der am stärksten entwickelten Streifung bestimmt.

In den rechtwinklig-gegittert-gestreiften Zellhäuten vieler Conferven (*Cladophora glomerata* und *fracta*, Spirogyren, Oedogonien, Vaucherien, Saprolegnien, Schimmelpilze) ist die der Zellenachse parallele Längsstreifung die hervortretendste. Solche Membranflächen zeigen gleich dem Längsdurchschnitt der Zellmembran in dem durch eine doppelbrechende Platte gefärbten Gesichtsfeld des Mikroskops Subtraktionsfarben, wenn die Zellenachse der kleineren Achse der Elastizitätsellipse des Gipsplättchens parallel liegt, Additionsfarben, wenn die Zelle um 90° gedreht wird. Bei den Charen und Nitellen dagegen ist die Querstreifung der Zellmembran stärker ausgeprägt. Dementsprechend sind, ähnlich wie bei Spiralgefäßen, die Interferenzfarben, wenn die Membranen von der Fläche betrachtet werden, komplementär zu denen des optischen Längssschnittes, wenn die Zellen in diagonaler Stellung untersucht werden. Bei *Cladophora hospita* verläuft die Längsstreifung zur Zellenachse steil geneigt: die Membranfläche zeigt Subtraktionsfarben, wenn die Streifung der kleinen Achse der Elastizitätsellipse der Gipsplatte parallel gestellt wird. Die gar nicht oder nur höchst undeutlich gestreiften Membranflächen der Zellen von *Caulerpa* zeigen wie die von *Valonia* von der Fläche gesehen, stellenweise Additions- und stellenweise Subtraktionsfarben.

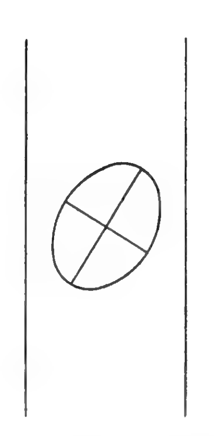


Fig. 17. (Nach AMBRONN.)

Von besonderem Interesse ist das optische Verhalten schräggestreifter Membranen, wie sie namentlich für Bast und Holzzellen so charakteristisch sind. Hier steht keine Achse des Elastizitätsellipsoïds parallel zur Längsachse der meist sehr gestreckten zylindrischen oder platt-bandförmigen Zellen. Da, wie auch die gleichsinnige Stellung der spaltförmigen Tüpfel zeigt, die Richtung der Streifung einer linksgewundenen Spirale entspricht, so ist klar, daß in gegenüberliegenden Wandflächen die Streifen sich überschneiden. Will man daher in solchem Falle die eigentliche Orientierung der Elastizitätselipse untersuchen, so ist es, wie AMBRONN bemerkt, am besten, nur solche Zellen zu studieren, die durch die Präparation halbiert sind. Auf diese Weise kommt nur eine Membranfläche zur Ansicht. Man wird dann fast stets finden, daß die Elastizitätsellipse so gerichtet ist, wie es beistehende Figur (Fig. 17), zeigt, d. h. die längeren Achsen der Ellipsen liegen sämtlich auf links verlaufenden Schraubenlinien. Die Zellhautfläche erscheint in intensivster Färbung, wenn die (der Anordnung spaltenförmiger Tüpfel oder derjenigen dünnster Wandstellen von Spiral- oder Treppengefäßen parallele) Streifung diagonal zu den Polarisationsebenen der Nicols steht; beträgt der Neigungswinkel der Streifung zur Zellachse 45°, wie z. B. ziemlich regelmäßig in den Holzzellen der Taxineen, so geschieht dies bei orthogonaler Stellung der Zelle; ist die Neigung geringer oder größer, so bei einer Stellung der Längsachse der Zelle, die um den Neigungswinkel der Streifung von der Polarisationsebene des Polarisators oder des Analysators abweicht.

Die Fläche der großen Gefäßzellen von *Iriartea exorhiza* z. B., deren Tüpfel und schwach ausgeprägte Streifung in unter einem Winkel von etwa 65° zur Zellenachse ansteigende Schraubenlinien geordnet sind, erscheint im Rot I. Ordnung gefärbten Gesichtsfeld blau (Additionsfarbe), wenn bei von rechts oben nach links unten gerichteter Schrägstreifung die Längsachse der Zelle um etwa 25° von der Medianebene des Polarisationsmikroskopes nach links zu der großen Achse der Elastizitätsellipse der Gipsplatte hin divergiert, indem dann die kleinen Achsen der wirksamen Elastizitätsellipsen in Zellhautfläche und Gipsplatte zusammen fallen. In der um 90° davon entfernten Stellung ist die Wandfläche gelb (Subtraktionsfarbe). (W. Hofmeister.)

A. Zimmermann (259—265) hat eine große Zahl von Pflanzenzellen untersucht und durchwegs bestätigt gefunden, daß die Lage der in einer Richtung gestreckten Tüpfel mit der großen Achse der optisch wirksamen Elastizitätsellipse zusammenfällt „Alle Zellmembranen, die irgendwie gestrecke Tüpfel besitzen, zeigen eine solche optische Reaktion, als wenn sie in der Richtung in die der größere Durchmesser derselben fällt, gedehnt wären.“ Besonders interessant ist das Verhalten des Collenchyms, weil hier sowohl longitudinal als auch transversal gestellte Poren vorkommen: „Es zeigte sich, daß in vollkommener Uebereinstimmung mit der Richtung der Poren sich auch die optische Reaktion änderte. Deutlich longitudinal gestreckte Poren besitzt z. B. das Collenchym des Stengels von *Tradescantia zebrina*; dementsprechend gibt die Flächenansicht die höchste Additionsfarbe, wenn die Längsrichtung der Zellen mit der großen Achse der Elastizitätsellipse des Gipsplättchens zusammenfällt. Ein gleiches optisches Verhalten zeigte das Collenchym von *Salvia splendens*. Umgekehrt verhält sich das Collenchym von *Nerium oleander*, das ovale quergestellte Tüpfel besitzt. Analogen Verschiedenheiten begegnet man bei den Stereïden (Holzzellen von *Lycopodium clavatum* und *Equisetum palustre*. Ersterenfalls sind die Tüpfel quergestellt, letzterenfalls in der Längsrichtung gestreckt“.

Es muß mit Rücksicht auf die schwache oder ganz fehlende Anisotropie anderer und zwar oft viel dickerer Zellmembranen besonderer Nachdruck darauf gelegt werden, daß die einfache Wand einer Bastzelle trotz ihrer Dünne in der Flächenansicht eine vergleichsweise sehr starke Doppelbrechung zeigt, die nach V. v. Ebner (l. c.) wenigstens bei imbibierten Fasern von Lein und Hanf die des Gipses und des Quarzes bedeutend zu übertreffen scheint. „Schon eine einzelne Bastfaser erhellt das dunkle Gesichtsfeld sehr bedeutend, ja an dickeren einzelnen Bastfasern kann man selbst höhere Farben II. Ordnung sehen.“ Da es wohl ausgeschlossen erscheint diese Differenz auf eine chemische Verschiedenheit der Membransubstanz in beiden Fällen zu beziehen, so bleibt nur die Annahme übrig, daß es sich im wesentlichen um strukturelle Unterschiede handelt, wobei allerdings hervorzuheben ist, daß die doppelbrechende Wirkung einer pflanzlichen Zellhaut auch sehr wesentlich von der Dichte und Festigkeit derselben mitbedingt wird und im allgemeinen mit diesen Eigenschaften steigt und fällt. Unter sonst gleichen Umständen ist aber eine starke optische Wirkung in der Flächenansicht einer Membran nur dann möglich, wenn die doppelbrechenden Fibrillen (Micellarreihen) sämtlich oder wenigstens vorwiegend gleichgerichtet verlaufen. Die Wirkung hebt sich auf, wenn sie sich rechtwinklig überkreuzen. Recht komplizierte Verhältnisse sind in allen den Fällen gegeben, wo die Ueberkreuzung der linearen Strukturelemente resp. der Achsen ihres Elastizitätsellipsoïds unter irgendeinem spitzen oder stumpfen Winkel erfolgt, wie es in sehr vielen Fällen wirklich vorkommt.

Es war schon früher davon die Rede, daß die Pflanzenzellmembran oft kreuzstreifig erscheint (doppelt-schräggestreift). Für den optischen Effekt ist es gleichgültig, ob die Ursache dieser Erscheinung in einem abwechselnd verschiedenen Bau

der einzelnen Schichten beruht oder ob sie eine Struktureigentümlichkeit jeder einzelnen Schichte darstellt. Denkt man sich eine langgestreckte Zelle, deren Wand einfach schräggestreift ist, so ist klar, daß in der Längenansicht der beiden übereinanderliegenden Wandflächen die beiden Achsen der Elastizitätsellipsen nicht zusammenfallen können, sondern einen Winkel miteinander bilden müssen. Der Endeffekt hängt nun ganz von der Größe dieses Winkels ab. Eine ausführliche Erörterung über diesen Gegenstand findet man bei NAEGELI und SCHWENDENER (l. c.). Ich begnüge mich hier die kurze und sehr anschauliche Auseinandersetzung AMBRONNs in seiner „Anleitung" etc. (l. c.) wiederzugeben, die die wesentlichen leitenden Gesichtspunkte klar erkennen läßt. „Nehmen wir an, die Lage der beiden Ellipsen (in den sich überdeckenden Schichten) sei wie in Fig. 18. Die Ellipse CC_1 sei die der oberen, BB_1 die der unteren Membranfläche und AA_1 die Ellipse des Gipsplättchens. Die aus dem Polarisator austretenden geradlinig polarisierten Strahlen werden nach Verlassen der unteren Membranfläche eine bestimmte Phasendifferenz erhalten. Es treten nunmehr in die obere Membranfläche zwei Wellenzüge ein, die untereinander schon eine Phasendifferenz besitzen und nach den Richtungen der beiden Achsen der unteren Ellipse BB_1 polarisiert sind. Beim Eintritt in die obere Membranfläche wird jeder dieser Wellenzüge wieder in zwei gespalten, die ebenfalls untereinander eine Phasendifferenz erhalten. Es hängt nun vor allem von dem Winkel ab, den die Achsen beider Ellipsen miteinander bilden, wie groß sich die resultierende Phasendifferenz gestalten wird. . . . Variiert dieser Winkel von 0—90° und nimmt man an, daß in beiden Membranhälften das Verhältnis der Elastizitätsachsen zueinander das gleiche ist, daß also mit anderen Worten die Doppelbrechung in beiden Hälften von gleicher Stärke ist, so wird, wenn der Winkel = 0 ist, überhaupt nur eine Addition beider Phasendifferenzen stattfinden; beträgt seine Größe aber 90° so wird Subtraktion eintreten und die resultierende Phasendifferenz im gegebenen Falle = 0 λ. Wir haben demnach zwischen diesen beiden Grenzfällen für die Winkel zwischen 0 und 90° alle Uebergänge der Phasendifferenz von dem Doppelten der in jeder Membranhälfte erzeugten Phasendifferenz bis zu 0 λ. . . . Um eine Uebersicht über die hier auftretenden Farben zu erhalten stellt man sich am besten Kombinationen von Gips- oder Glimmerplättchen her, deren Achsenrichtungen man genau bestimmt hat. Man legt zwei Plättchen aufeinander, wobei der Winkel der Achsen beliebig verändert werden kann und untersucht die Kombinationen dann in derselben Weise, wie irgendein mikroskopisches Objekt. Man gewinnt so ein sehr erwünschtes Vergleichsmaterial für die Untersuchung von Bastzellen u. dgl." (AMBRONN.)

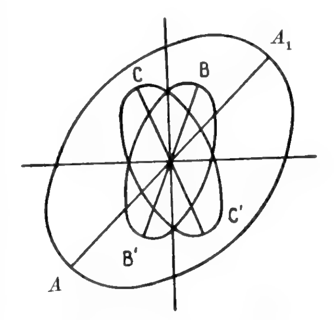


Fig. 18. (Nach AMBRONN.)

Die Sache wird aber in Wirklichkeit dadurch viel komplizierter, daß nicht nur die gegenüberliegenden Wände einer Bastzelle im ganzen sich strukturell und optisch verschieden verhalten, sondern daß das Gleiche auch schon von den einzelnen Schichten einer Wand gilt. Schon NAEGELI und SCHWENDENER haben gelegentlich bemerkt, daß die Beobachtung der Polarisationserscheinungen bei den Membranen der Gewebezellen durch den Umstand erschwert wird, „daß die beiden Lamellen, woraus die Scheidewände bestehen, eigentlich zwei Objekte darstellen, deren Elastizitätsachsen möglicherweise sehr verschieden orientiert sind". Dies gilt nun in der Tat für die meisten Bast- und viele Holzzellen. Es wurde schon früher erwähnt (p. 331), daß hier die Streifung in der Mehrzahl der Fälle von außen nach innen an Steilheit

zunimmt. Es nähern sich also die Micellarreihen um so mehr der Senkrechten, je weiter nach dem Lumen der Zelle die betreffende Verdickungsschichte gelegen ist.

Bei den Bastzellen einer brasilianischen *Bauhinia* spec. verhält sich nach Sonntag (216) die äußere Membranlamelle (primäre Membran) in der Randansicht auf Längsschnitten einfach brechend. Bei gekreuzten Nicols und über einem Gipsplättchen Rot I. Ordnung weist dieselbe das Rot des Blättchens auf, wenn die Zellachse in die Richtung der größten Achse der Elastizitätsellipse des Plättchens fällt, d. h. also, wenn diese beiden Achsen übereinanderliegend einen Winkel von 45° mit den Polarisationsebenen bilden (Diagonalstellung). Dagegen zeigt bei derselben Orientierung die bis auf ein strichförmiges Lumen verdickte sekundäre Membran in Rand und Fläche kräftige Additionsfarben (Blau II. Ordnung). Auf dem Querschnitt tritt die Verschiedenheit der beiden Membranlamellen ebenfalls deutlich hervor, aber hier ist umgekehrt die verdickte Innenmembran so gut wie unwirksam, während die Außenlamelle stärkere Farben zeigt. Ein analoges Verhalten der sekundären Verdickungsgeschichten wurde übrigens schon von Naegeli und Schwendener auch für die dickwandigen Holzzellen von *Abies excelsa* angegeben. Bei jenen Bastzellen erscheint nun die äußerste Lamelle gestreift und zwar bilden die Streifen mit der Zellachse einen Winkel von 73—84°, verlaufen also fast horizontal, während die Streifen der inneren (sekundären) Lamellen sehr steil stehen (Winkel mit der Zellachse = 10°). Dabei sind die äußeren Streifen südwestlich, die inneren südöstlich geneigt, so daß sie untereinander (73 + 10) = 83° oder (84 + 10) = 94°, also ungefähr 90° bilden.

Da nun, wie immer, die große Achse des Elastizitätsellipsoïds in der Richtung der Streifen fällt, so verläuft sie an Längsschnitten in den sekundären Verdickungsschichten nahezu in der Ebene des Objekttisches. Auf dem Querschnitt dagegen stehen dieselben Streifen sehr steil aufgerichtet, so daß die Strahlen des polarisierten Lichtes fast parallel zu ihnen laufen. Im ersten Falle liefern sie demnach bei entsprechender Orientierung Additionsfarben, anderenfalls aber ist ihre Wirkung unerheblich, die Membran reagiert neutral. Da die Streifen in der äußeren Lamelle unter einem Winkel von ca. 90° zu den vorigen geneigt sind, so muß sich die äußere Membranlamelle auf dem Querschnitt verhalten wie die innere auf dem Längsschnitt. Sonntag nimmt ohne nähere Begründung im vorliegenden Falle ein dreiachsiges Elastizitätsellipsoïd an, „wie für die meisten Fälle konstatiert worden ist", man sieht aber leicht, daß sich die Erscheinungen auch ohne diese ganz willkürliche Voraussetzung erklären lassen, wenn man den Fibrillen (Molekularreihen), welche der Streifung zugrunde liegen, ein zweiachsiges Rotationsellipsoïd zuschreibt, dessen lange Achse in die Längsrichtung der Fibrillen fällt.

Ein Verhalten entsprechend dem von *Bauhinia* zeigen nach Sonntag auch die ähnliche Streifungsverhältnisse aufweisenden Stereïden von *Cannabis sativa*, *Fagus silvatica* (Libriform), *Abies pectinata*, *Picea vulgaris*, *Pinus silvestris*, *Larix decidua* (Tracheïden), *Chamaerops*, *Phormium tenax*. „Natürlich sind im einzelnen kleine Unterschiede vorhanden, meist aber ist die Beobachtung doch so, daß unter dem Polarisationsmikroskop bei gekreuzten Nicols und unter Benützung des Gipsplättchens Rot I. Ordnung, die Innenmembran an Querschnitten fast neutral reagiert, also das Rot des Plättchens zeigt, während die Außenlamelle starke Farben, meist Blau II. Ordnung oder Gelb I. Ordnung hervortreten läßt". Gleiche Farben in dem besprochenen Sinne zeigen nur wenige Bastzellen (*Caryota*, *Cocos*, *Agave*, *Monstera*, *Arenga*, Holz von *Vinca minor* und *Clematis vitalba*). Bei *Clematis* ergeben die stark verdickten Holzzellen, welche gruppenweise die großen Gefäße flankieren, durchaus gleiche Polarisationsfarben der dicken Mittellamelle und der Innenmembran. Keinerlei Farbenunterschiede zeigen auch die primären und sekundären Verdickungsschichten des Querschnittes von Kokosfasern, sowie die mehrfachen Lamellen bei *Chlorogalum*; auch *Caryota* zeigt durchaus gleiche Farben der Mittel-

lamelle und Innenmembran. Etwas stärkere Farben zeigen (wieder entsprechend den kleinen Differenzen der Streifungswinkel) die primären Membranen bei *Agave*, *Monstera* und *Fourcroya*. „In allen Fällen entspricht die Farbenerscheinung vollständig der beobachteten Streifung der einzelnen Lamellen.“ (SONNTAG.) Die Wirkung des entgegengesetzten Verlaufes der Streifung auf den beiden Seiten des Zellzylinders hat auch CORRENS (41) erörtert.

„Infolge des Sichkreuzens der Streifen (Bänder) auf der zu- und abgewendeten Seite und in derselben Membran in den inneren und äußeren Schichten ist ein und dieselbe Bastzelle verschieden stark doppelbrechend, bei steiler Streifung am stärksten, bei einer Neigung von 45° zur Zellachse tritt überhaupt keine Doppelbrechung auf, an lokal erweiterten Stellen läßt sich das schön beobachten (*Vinca*), weil die Systeme sich sogar gegenseitig in ihrer Wirkung aufheben können.“ Bei Holz und Bastzellen, wie auch in allen anderen Fällen, wo eine Zellmembran von Tüpfeln durchsetzt wird, die in einer bestimmten Richtung gestreckt erscheinen, lassen sich, wie schon früher auseinandergesetzt wurde, ohne Schwierigkeit Beziehungen zwischen den Verlauf der Tüpfel und der Quellbarkeit feststellen. In der Mehrzahl der Fälle quellen die Zellmembranen am stärksten in der Radialrichtung, doch kommt auch das Gegenteil vor, ja es können selbst die beiden Seiten einer und derselben Zelle entgegengesetzte Reaktion geben. Dem entspricht nun, wie namentlich ZIMMERMANN (359) gezeigt hat, vollkommen das optische Verhalten. „Alle nicht cuticularisierten Zellmembranen geben eine solche optische Reaktion, wie wenn sie in der Richtung der stärksten Quellungsfähigkeit, die natürlich auch mit der Richtung der stärksten Schrumpfung beim Austrocknen zusammenfällt, komprimiert wären.“ Die Richtung stärkster Quellung fällt demgemäß in der Regel zusammen mit der Lage der kleinen Achse der Elastizitätsellipse. Sehr schön lassen sich diese Verhältnisse an den hygroskopischen Teilfruchtschnäbeln von *Geranium sanguineum* beobachten, die sich beim Austrocknen infolge stärkerer Schrumpfung der nach außen gelegenen Zellen krümmen. Es lassen sich namentlich an Längsschnitten, die parallel dem kürzeren Durchmesser der im Querschnitt etwa wurstförmiger Granne geführt wurden, leicht zwei Schichten gleichgerichteter, länglicher Zellen unterscheiden, von denen die Elemente der äußeren Lage, die in der Längsrichtung am stärksten quellbar sind (bzw. am stärksten schrumpfen), quergestellte Tüpfel tragen. Die große Achse der wirksamen Elastizitätsellipse fällt in der Flächenansicht mit der Tüpfelrichtung zusammen, während die kleinere Achse der Längsachse der Zelle parallel steht und demnach mit der Richtung stärkster Quellung (Schrumpfung) zusammenfällt. Gerade umgekehrt verhalten sich die sonst gleichgestalteten Zellen der inneren Lage. Sie zeigen longitudinal gestellte Tüpfel, von der Fläche gesehen fällt die lange Achse der Elastizitätsellipse mit der Zellachse zusammen und sie zeigen demgemäß in der darauf senkrechten Richtung (radial) die stärkste Quellung resp. Schrumpfung. Dementsprechend erscheinen an einem in der angegebenen Richtung geführten Schnitt der ganzen Granne die beiden Zellagen in komplementären Interferenzfarben (Additions- und Subtraktionsfarben), wenn das Präparat in entsprechender (diagonaler) Stellung mit einem Gipsplättchen untersucht wird. „Mit Bezugnahme auf den oben ausgesprochenen Satz läßt sich das gewonnene Resultat auch so ausdrücken, daß die den Mechanismus der Krümmung bewirkende stärkere Kontraktion der äußeren Zellen der Granne in der Weise mit der optischen Reaktion dieser Zellen in Zusammenhang steht, daß diese Zellen in der Richtung, in der diese Kontraktion stattfindet, zusammengedrückt erscheinen.“ ZIMMERMANN läßt es ausdrücklich unentschieden, ob eine solche Kompression (resp. Dehnung in der dazu senkrechten Richtung) wirklich vorhanden ist oder ob die optische Reaktion nicht durch ganz andere Umstände bewirkt wird.

Der Antagonismus im optischen Verhalten der äußeren und inneren Zellschicht in den Grannen von *Geranium* tritt sowohl im ausgetrockneten wie auch im be-

feuchteten Zustand hervor, doch ist ein gewisser Grad von Quellung besonders günstig, wie denn überhaupt trockene pflanzliche Zellmembranen im allgemeinen schwächer auf das polarisierte Licht wirken, als wenn sie von Flüssigkeit durchtränkt sind (vgl. Hofmeister, l. c. p. 346 f.).

c) Pleochroismus künstlich und natürlich gefärbter Membranen.

Neben der bisher allein besprochenen Methode, Lage und Achsenverhältnis des Elastizitätsellipsoïds resp. der Elastizitätsellipsen an Schnitten in dem durch ein eingeschaltetes Gipsplättchen von bekannten optischen Eigenschaften gefärbten Gesichtsfeld des Polarisationsmikroskopes zu bestimmen, erscheint in manchen Fällen noch eine zweite Methode anwendbar, auf die zuerst Ambronn (4) aufmerksam gemacht hat. Es ist seit lange bekannt, daß gewisse gefärbte anisotrope Kristalle die Erscheinung des sogenannten Dichroismus (Pleochroismus) zeigen, indem die beiden senkrecht zueinander polarisierten Strahlen bei ihrem Durchgang durch den Kristall nicht die gleiche Farbenabsorption erfahren und daher verschiedenfarbig erscheinen. Eine parallel zur optischen Achse geschliffene Platte von Pennin zeigt bei Beobachtung im polarisierten Licht den einen Strahl smaragdgrün, den anderen braunrot gefärbt. Am bekanntesten ist der Pleochroismus des Turmalins und des Herapathits. Hier ist die Absorption in der einen Richtung so stark, daß schon bei geringer Dicke der Platte der eine Strahl vollständig ausgelöscht wird, während der andere fast ungeschwächt hindurchgeht. Kreuzt man zwei Turmalinplatten mit ihren Achsen, so entsteht, vollständige Dunkelheit wie bei gekreuzten Nicols. Aehnlichen Pleochroismus besitzen nun auch zahlreiche natürlich oder künstlich gefärbte doppelbrechende pflanzliche Membranen. Als Untersuchungsmethode solcher mikroskopischer Objekte empfiehlt es sich am meisten die durchgehenden Strahlen mittels eines Nicolschen Prismas zu polarisieren. Man kann dazu sowohl den Polarisator, wie den Analysator verwenden (vgl. Ambronn, l. c.).

Von natürlich gefärbten Zellmembranen gibt es im ganzen nur wenig Beispiele. „Es sind hier insbesondere die Schalen einiger Samen zu erwähnen. So finden sich in der Samenschale von *Abrus precatorius* zweierlei ziemlich intensiv gefärbte Wandungen vor. In den um den sogenannten Nabel liegenden Partien, die äußerlich schwarz erscheinen sind die Radialwände der palissadenförmigen Zellen violett gefärbt, in den übrigen Partien rot. Untersucht man diese Membranen in der beschriebenen Weise, so erkennt man sofort, daß bei Parallelstellung der Schwingungsebene mit der größeren Achse der wirksamen Elastizitätsellipse die geringste Absorption, in der Richtung der kleineren Achse dagegen die stärkste Absorption stattfindet. Diese Uebereinstimmung der Richtung der Minimal- und Maximalabsorption mit den Achsenrichtungen bietet daher auch ein einfaches Mittel dar, die Orientierung der optischen Elastizitätsfläche zu studieren.“ (Ambronn.)

Handelt es sich nun um künstlich gefärbte Membranen und beruht die Färbung auf Einlagerung von festen anisotropen Farbstoffteilchen, so muß offenbar bei gleichsinniger Orientierung derselben, d. h. wenn die Achsen sämtlicher Partikelchen parallel liegen, in den Richtungen der Achsen eine verschiedene Absorption stattfinden. Liegt andererseits eine farbige Celluloseverbindung vor, so muß gleichfalls diese Absorption eine verschiedene sein, vorausgesetzt, daß sich dabei die optischen Elastizitätsverhältnisse nicht geändert haben. (Ambronn.)

Untersucht man mit Eosin rot gefärbte Baumwoll- oder Leinenfasern, so erscheinen sie, wenn die Schwingungsebene des polarisierten Lichtes mit der Richtung der großen Achse der Elastizitätsellipse zusammenfällt, nur schwach gefärbt, steht sie senkrecht dazu, so zeigt sich eine intensive Färbung. Außerordentlich auffallend ist der Pleochroismus an Zellmembranen, welche mit Chlorzinkjod blau oder violett gefärbt sind. Sehr geeignete Objekte bieten die schon mehrfach erwähnten Spiral-

fasern aus jungen Gefäßen; die längere Achse der Elastizitätsellipse liegt hier parallel zur Längsrichtung. Bringt man ein solches mit Chlorzinkjod dunkelblau gefärbtes Präparat auf den Objekttisch und entfernt man den oberen Nicol, so beobachtet man, daß bei Drehung des Tisches die Fasern fast vollkommen schwarz erscheinen, wenn die längere Achse der Elastizitätsellipse mit der Polarisationsebene einen rechten Winkel bildet, daß sie dagegen fast farblos sind, wenn die längere Achse parallel zur Polarisationsebene liegt. (AMBRONN.)

Während in den vorerwähnten Fällen die gefärbten Membranen immer dann die stärkere Absorption zeigen, wenn die längere Achse der Elastizitätsellipse senkrecht zur Polarisationsebene des NICOLschen Prismas steht, verhält sich dies bei Anwendung gewisser anderer Farbstoffe gerade umgekehrt, indem die stärkere Absorption dann eintritt, wenn die längere Achse mit der Polarisationsebene zusammenfällt. Dies ist z. B. der Fall bei Färbung mit Methylenblau oder Magdalarot.

AMBRONN ist geneigt, zur Erklärung des geschilderten Verhaltens künstlich gefärbter Zellmembranen eine Einlagerung der betreffenden Farbstoffe in kristallinischer Form anzunehmen, wobei natürlich vorauszusetzen wäre, daß alle einzelnen Kriställchen nicht nur untereinander gleichsinnig, sondern auch parallel mit den optischen Elastizitätsachsen der Membran orientiert sind. Dann müßten aber die Kristalle der betreffenden färbenden Substanzen selbst auch schon einen so starken Pleochroismus zeigen. Dies gilt nun wirklich von ganz dünnen Jodkristallen, wie sie beim Verdunsten einer alkoholischen Jodlösung zwischen zwei fest aufeinander gepreßten Linsen von sehr schwacher Krümmung erhalten werden können. Bei einer Dicke von 0,0005—0,0006 mm zeigen sie nach der einen Richtung eine vollständige oder fast vollständige Absorption des Lichtes und in der dazu senkrechten Richtung eine braunviolette bzw. ganz blaßviolette Farbe. Ein entsprechendes optisches Verhalten zeigten nun auch nadelförmige Kristalle von Eosin oder Kongorot. Dagegen verhielten sich solche von Methylenblau oder Magdalarot gerade umgekehrt, indem die längere Achse der wirksamen Elastizitätsellipse in den Nadeln senkrecht zu deren Längsrichtung steht. „Auch in betreff ihres Dichroismus zeigen sie ganz dasselbe Verhalten, wie die damit gefärbten Membranen, so erscheinen z. B. die Nadeln von Methylenblau, wenn ihre Längsrichtung mit der Polarisationsebene des Nicols zusammenfällt, dunkelviolett, senkrecht dazu dagegen hellgrünlichblau, diejenigen des Magdalarotes in ersterer Lage dunkelrot, senkrecht dazu blaßrot" (AMBRONN). Ueber den Pleochroïsmus mit Gold- oder Silbersalzen gefärbter Pflanzenfasern, vgl. KOLBE (107a).

d) Das optische Verhalten pflanzlicher Membranen bei Dehnung.

Es war schon früher davon die Rede, daß für NÄGELI der Hauptgrund, die Spannungshypothese als Erklärung für die Doppelbrechung organisierter Gebilde abzulehnen und seine Theorie von den anisotropen kristallinischen Micellen aufzustellen, die Beobachtung gewesen ist, daß pflanzliche Zellmembranen selbst bei starker Dehnung ihren optischen Charakter nicht ändern.

Die Schwierigkeiten, welche hier vorliegen, sind hauptsächlich in dem Umstande begründet, daß, wie die mitgeteilten Erfahrungen über das optische Verhalten pflanzlicher Zellhäute ohne weiteres erkennen lassen, geeignete membranöse Objekte, die bei entsprechender Dicke eine durchaus gleichmäßige Orientierung der Achsen des Elastizitätsellipsoïds erkennen lassen, wie sie im Tierreich so häufig sind, bei Pflanzen fast ganz fehlen. Auch finden sich nur ganz selten faserige Bildungen, welche wie Sehnen und Muskelfasern auf große Strecken eine nahezu gleichförmige optische Beschaffenheit darbieten (Spiralfasern aus gewissen Gefäßen). v. EBNER (l. c.) bezeichnet es auch als einen störenden Uebelstand, daß die vegetabilischen Objekte gewöhnlich optisch zweiachsig sind, was ich allerdings für unwahrscheinlich halte.

Nach v. Ebner bilden Stücke einer größeren *Nostoc*-Art nach Extraktion mit Alkohol geeignete Objekte. In Wasser untersucht, zeigen sie kaum Spuren von Doppelbrechung; die perlschnurförmigen Zellreihen fallen bei einer etwa 30maligen Vergrößerung nur wenig in die Augen. „Die einfachsten Manipulationen genügen aber, um zu erkennen, daß mechanische Einwirkungen Doppelbrechung hervorrufen. Bringt man das Objekt über eine Gipsplatte Rot I. Ordnung und zerrt mit Nadeln, so treten sofort deutliche Farbenänderungen des anfänglich fast gleichmäßig gefärbten Gipsgrundes auf.“ Durch Dehnung, welche das Präparat um etwa 5 Proz. verlängert, gelingt es, die Purpurfarbe des Gipsgrundes auf Indigo II. Ordnung oder Orange I. Ordnung zu bringen, je nachdem die Dehnung in die Richtung der langen Achse der Elastizitätsellipse des Gipsplättchens fällt oder senkrecht darauf vorgenommen wird. (v. Ebner.) Von den Geweben höherer Pflanzen erwiesen sich Schnitte aus dem Endosperm aufgeweichter Samen von *Ceratonia siliqua* besonders geeignet. Durch Ziehen resp. Drücken mittels zweier Nadeln kann man über einer Gipsplatte Rot I. Ordnung ein Steigen der Farben bis auf Rot II. Ordnung und höher bzw. ein Sinken von entsprechender Größe hervorbringen. „Um die ursprüngliche Orientierung der Elastizitätsellipse braucht man sich gar nicht zu kümmern, denn die durch Druck und Zug auftretende Doppelbrechung ist so augenfällig, daß dagegen die ursprünglich vorhandene Doppelbrechung nicht in Betracht kommt.“

In der Folge sind solche Dehnungsversuche dann auch von Zimmermann (259, III) angestellt worden, wobei sich bei Benützung von Membranen, welche den verschiedensten Pflanzen entstammten und auch aus sehr verschiedenen Modifikationen von Cellulose bestanden, übereinstimmend ergab, daß eine gänzliche Indifferenz gegen Zug und Druck jedenfalls nicht besteht: „Es mag immerhin organisierte Membranen geben, die nur äußerst geringe Aenderungen ihres optischen Verhaltens durch Druck und Zug erleiden; aber ein prinzipieller Gegensatz ist in optischer Beziehung zwischen den organisierten und den anorganischen Substanzen jedenfalls nicht vorhanden.“ (Zimmermann.)

Bei der Wichtigkeit der Sache seien im folgenden noch einige Details der betreffenden Versuche erwähnt.

Wie schon oben bemerkt wurde, ist in der Flächenansicht einer *Nitella*-Zelle die kleinere Achse der Elastizitätsellipse der Längsrichtung der Zelle parallel, so daß, wenn diese mit der größeren Achse des eingeschalteten Gipsplättchens zusammenfällt, eine Subtraktionsfarbe auftreten muß. „Wird nun in der gleichen (Längs-)Richtung ein Zug ausgeübt, so muß, wenn die Membran dem gleichen Spannungsgesetz folgt, wie Glas, ein Steigen der Interferenzfarben auftreten, ist die Dehnbarkeit groß genug, sogar eine Umkehrung der Farben. Mit anderen Worten, die Membran muß sich der Farbe des Gipsplättchens immer mehr nähern, dieselbe annehmen und schließlich Additionsfarben zeigen.“

Diese theoretischen Voraussetzungen werden nun durch den Versuch in jedem Falle bestätigt. Es ist noch bemerkenswert, daß die durch Zug bewirkte Umkehrung der optischen Elastizitätsachsen dadurch, daß man das Objekt im gedehnten Zustande austrocknen läßt, zu einer dauernden gemacht werden kann. Werden aber solche Präparate in Wasser gebracht, so tritt alsbald eine bedeutende Aenderung der Interferenzfarbe ein, und zwar in der Weise, daß fast gänzlich die ursprüngliche Farbe wiedererscheint. Zugleich erfolgt aber auch eine bedeutende Kontraktion in der Längsrichtung und eine Ausdehnung in der Querrichtung.

Es scheint, wie Schwendener (210) sich seinerzeit ausdrückte, sehr einleuchtend, „daß ein mechanischer Zug in beliebigen Objekten den Durchmesser der wirksamen Elastizitätsellipse, welcher in die Zugrichtung fällt, nur vergrößern, niemals verkleinern kann“. V. v. Ebner hat dagegen eingewendet, „daß das optische Elastizitätsellipsoïd eine geometrische Abstraktion ist, an der man nicht wie an

einem Ellipsoïd von Kautschuk drücken und ziehen kann". SCHWENDENER hat aber, wie mir scheint, mit vollem Rechte darauf hingewiesen, daß, wenn man sich etwa in einer Glasplatte einen kleinen Teil durch eine Kugelfläche, beispielsweise von 1 mm Durchmesser, abgegrenzt denkt, „zwar diese Kugelfläche eine geometrische Abstraktion ist; das von ihr umschlossene Glas aber ist ein wirklicher Körper, an dem man ‚drücken und ziehen kann'. Und wenn auf die Glasplatte ein Zug oder Druck einwirkt, so wird auch dieser kugelförmige Körper gedrückt oder gezogen und erfährt infolgedessen eine entsprechende Formänderung, für welche der oben zitierte Satz durchaus zutreffend ist. Dasselbe gilt auch von beliebigen anisotropen Körpern, nur daß hier statt der Kugel ein Ellipsoïd als Ausgangsfläche in die Substanz hineinzudenken ist." (SCHWENDENER, 212.)

Es ist durch die erwähnten Erfahrungen zweifellos bewiesen, daß die optischen Konstanten pflanzlicher Zellmembranen durch mechanische Einwirkungen (Druck, Zug) geändert werden, und das Hauptargument NAEGELIS gegen die Spannungshypothese kann demnach als widerlegt gelten. Demungeachtet scheinen aber eine ganze Reihe anderer Erfahrungen, ich nenne insbesondere die Beobachtungen AMBRONNS über Einlagerung fremder kristallinischer Körper in die Zellhaut, sowie die merkwürdigen Eigenschaften der flüssigen Kristalle sehr entschieden dafür zu sprechen, daß eine gesetzmäßige Anordnung kleinster doppelbrechender Teilchen der Anisotropie organisierter Gebilde zugrunde liegt. Wenn, wie wir sehen werden, die von dem Verhalten der meisten pflanzlichen Membranen abweichende optische Reaktion der Cuticula und der verkorkten Zellwände auf die gleichsinnige Einlagerung kleinster kristallinischer Wachspartikelchen in ähnlicher Weise zurückzuführen ist, wie der starke Pleochroismus gefärbter Membranen auf die gleichsinnige Einlagerung kleinster kristallinischer Partikelchen des färbenden Körpers, so erscheint der Gedanke naheliegend, daß auch die optischen Eigenschaften gewöhnlicher Zellmembranen auf eine Orientierung anisotroper Teilchen zu beziehen sind. Auf diesem Standpunkt steht auch A. ZIMMERMANN (l. c.), der seinerzeit den Satz aufstellte, „daß die Anisotropie der organisierten Substanzen jedenfalls zum größten Teil durch die gesetzmäßige Anordnung der Micellen in denselben bewirkt wird. Ob außerdem auch die Micellen an und für sich eine doppelbrechende Kraft besitzen, läßt sich durch direkte Beobachtung nicht entscheiden, scheint aber aus theoretischen Gründen nicht unwahrscheinlich."

Gibt man dies zu, so bleibt bezüglich der Frage, welche Kräfte die gesetzmäßige Anordnung der kleinsten Teilchen in der Zellmembran bewirken, nur die Antwort übrig, daß es eben Spannungen sind, die ursprünglich bei der Entwicklung der Zellhaut die Teilchen in eine bestimmte Lage bringen, in der sie dann später **dauernd** verharren, ohne daß man gezwungen wäre, wie bei gezogenem oder gedrücktem Glas, auch eine Fortdauer von Spannungen anzunehmen, die im Sinne von v. EBNER „auf Gegenwirkungen größerer Massenbezirke der Substanz" beruhen. Erzeugt man aber künstlich solche Spannungen durch Zug oder Druck fertiger Zellmembranen, so ändert sich die Anordnung der Teilchen und damit die Anisotropie vorübergehend. Natürlich hat dies

aber zur Voraussetzung, daß noch eine gewisse Beweglichkeit und Verschiebbarkeit der Teilchen gegeneinander besteht, wie sie im feuchten, gequollenen Zustande mehr als im ganz trockenen angenommen werden darf.

In der Tat fand v. EBNER das gequollene Endosperm von *Ceratonia siliqua* besonders zu Dehnungsversuchen geeignet und ZIMMERMANN (l. c.) konnte die durch Zug bewirkte Umkehrung der optischen Elastizitätsachsen bei *Nitella*-Zellen durch Trocknen der gedehnten Präparate zu einer dauernden machen.

Ueberhaupt beziehen sich, wie SCHWENDENER (210) hervorhebt, „die sicheren Fälle, welche zweifellos eine Steigerung der Interferenzfarbe durch Spannung ergeben, sämtlich auf Membranen, die eine außergewöhnliche Dehnbarkeit besitzen". Dennoch zeigen auch solche die angedeutete Farbenänderung unter dem Einfluß einer Zugspannung nicht immer. „Es gibt deren viele, welche bis zum Zerreißen gedehnt werden können, ohne daß auch nur eine Spur eines optischen Effektes bemerkbar würde" (Collenchymzellen von *Tradescantia, Philodendron, Clematis* usw.). Es erscheint hiernach durchaus verständlich, daß Elemente von so geringer Dehnbarkeit (Duktilität), wie die meisten Bastzellen, sich im allgemeinen nur wenig eignen werden, um einen eventuellen Einfluß einer Zugspannung auf die Polarisationserscheinungen festzustellen. NAEGELI und SCHWENDENER hatten seinerzeit gefunden, daß bei der Dehnung von typischen Bastzellen im imbibierten Zustande eine Aenderung der Polarisationsfarbe nicht zu beobachten ist und aus dieser Tatsache die Unveränderlichkeit der optischen Konstanten gefolgert. v. EBNER versuchte dies in der Folge so zu deuten, daß die Fasern infolge des Zuges an Dicke abnehmen und daß diese Dickenänderung ausreicht, um die durch Spannung bewirkte Steigerung der Doppelbrechung zu kompensieren. Was an optischer Wirkung durch Dilatation tatsächlich gewonnen würde, ginge durch Querkontraktion der gespannten Fasern wieder verloren (vgl. SCHWENDENER, 211, p. 241 f.).

Nach SONNTAG (216) scheinen zwischen der Duktilität von Bast- und Holzfasern und der Richtung ihrer Streifung ganz bestimmte Beziehungen zu bestehen, indem alle duktilen Fasern einen großen Neigungswinkel der Streifen zur Zellachse und außerdem gleichen Verlauf der Streifung in allen Schichten der Zellwand aufweisen (*Caryota, Cocos, Agave*). Demgemäß geben sämtliche als duktil zu bezeichnende Fasern bei Untersuchungen im polarisierten Licht gleiche Farben aller Membranlamellen. Leider scheint SONNTAG Dehnungsversuche mit Rücksicht auf das optische Verhalten an solchen Fasern nicht gemacht zu haben.

4. Das optische Verhalten nicht organisierter Kolloïde.

a) Gelatine und Gummiarten.

Ganz besonderes Interesse gewährt in theoretischer Beziehung das Verhalten gewisser nicht organisierter quellbarer Kolloïdsubstanzen. Es ist seit lange bekannt, daß tierischer Leim (Gelatine) durch Spannungen, Druck oder Zug eine Anisotropie annehmen kann, welche mit derjenigen, die an organisierten Substanzen beobachtet wird, in wesentlichen Punkten übereinstimmt und in bezug auf die Achsenrichtung des Elastizitätsellipsoïds durchaus der des gespannten Glases entspricht. Doch wird sie, wie die der organisierten Substanzen, durch mechanische Zertrümmerung nicht zerstört, wenn die molekulare Anordnung der feuchten gequollenen Masse im gespannten Zustande durch Trocknen gewissermaßen fixiert wird.

Nun hat v. EBNER im Kirschgummi eine Substanz entdeckt, welche insofern ein anomales Verhalten aufweist, als sie im gequollenen Zustande sich optisch bei Zug wie gedrücktes und bei Druck wie gezogenes Glas (resp. Gelatine) verhält. Dagegen

zeigt getrocknetes, sprödes Gummi optisch genau das gleiche Verhalten, wie Glas, was, wie AMBRONN (6) hervorhebt, schon darauf hinweist, „daß die Doppelbrechung, welche durch Spannung des gequollenen Gummis erzeugt wird, auf wesentlich andere Ursachen zurückzuführen ist". Die gleiche Anomalie wie Kirschgummi zeigt auch Traganth, sowie Gummi aus den Blattstielen von *Cycas revoluta* und *Dioon edule*, desgleichen von *Angiopteris*.

Schon früher hatte MACH gefunden, daß im Gegensatz zur glasigen die sirupdicke Phosphorsäure (Metaphosphorsäure) bei einseitiger Kompression eine ganz analoge optische Anomalie zeigt, sich also entgegengesetzt wie Glas verhält.

„Preßt man einen Würfel aus Kirschgummi von kautschukähnlicher Konsistenz allmählich zusammen, so zeigt er in bezug auf die Druckrichtung positive Doppelbrechung (also entgegengesetzt wie Glas). Läßt man jedoch den Druck sehr schnell einwirken, so entsteht ganz ebenso wie im festen Gummi deutlich negative Doppelbrechung, die erst nach einigen Sekunden in die entgegengesetzte Reaktion übergeht. (Ersterenfalls fällt also die lange Achse des Elastizitätsellipsoïds mit der Druckrichtung zusammen, letzterenfalls die kurze.) Preßt man ein sprödes Stück Gummi, so verhält es sich, wie schon erwähnt, ebenso wie Glas, läßt man nunmehr dasselbe im gespannten Zustande aufquellen, so ändert sich der Charakter der Doppelbrechung wie im vorhergehenden Fall, beim abermaligen Eintrocknen kehrt aber niemals der frühere Zustand zurück, es bleibt die positive Doppelbrechung erhalten. Läßt man ein gequollenes Stück im gepreßten Zustand eintrocknen, so bleibt gleichfalls die durch den Druck hervorgerufene Reaktion bestehen. Preßt man ein Stück gequollenes Gummi, so tritt beim plötzlichen Aufhören des Druckes nicht etwa, wie man erwarten könnte, eine Verringerung, sondern für kurze Zeit eine **Verstärkung** der Doppelbrechung auf. Dasselbe ist der Fall, wenn man einen Streifen dehnt und ihn dann plötzlich losläßt, auch hier zeigt sich direkt nach dem Aufhören der Spannung eine Verstärkung der Doppelbrechung. Beide Fälle kann man bequem auch ohne Gipsplättchen beobachten, zieht oder drückt man das Gummi in der Diagonalstellung und hört dann plötzlich auf, so zeigt sich auf das deutlichste ein momentanes stärkeres Aufleuchten. Bei Einschaltung eines Gipsplättchens sieht man ebenso deutlich eine Steigerung bzw. ein Sinken der Farbe." (AMBRONN.)

Werden aus zähflüssigem Kirschgummi Fäden gezogen, so zeigen dieselben nach v. EBNER, wenn sie mit ihrer Längsachse der großen Achse der Elastizitätsellipse einer Gipsplatte Rot I. Ordnung parallel gelagert werden, Subtraktionsfarben (in einem gegebenen Falle z. B. Gelb I. Ordnung), dagegen senkrecht zu dieser Richtung Additionsfarben (Blau II. Ordnung). AMBRONN fand solche Gummifäden so stark doppelbrechend, daß sie bei einer Dicke von 0,02 mm bereits die Interferenzfarbe Weiß I. Ordnung zeigten, also eine Doppelbrechung, die jene des Quarzes noch übertrifft. SCHWENDENER (212) hat eine solche Doppelbrechung flüssiger Fäden nicht bloß am Kirschgummi, sondern auch am zähflüssigen Gummischleim von *Cycas revoluta* konstatiert.

Sehr instruktiv gestaltet sich eine vergleichende optische Untersuchung von Gummifäden verschiedener Herkunft im trockenen Zustande, also nach Fixierung ihrer durch das Ausziehen gewonnenen Molekularstruktur. Während Fäden von Kirschgummi, Traganth, von Gummi aus den Blattstielen von *Cycas*, *Dioon edule* und *Angiopteris* eine quergestellte Elastizitätsellipse zeigen, sind solche von Gummi arab. oder von Gummi aus den Blattstielen von *Encephalartos horridus* durch eine längsgestellte charakterisiert.

Genau wie Fäden der ersten Gruppe müßten sich nun voraussichtlich auch Fäden aus einer Emulsion von Kanadabalsam und kleinsten Kristallnädelchen einer wachs- oder fettartigen Substanz verhalten, deren Elastizitätsellipsoïd nach

AMBRONN so liegt, daß die lange Achse senkrecht zur Längsachse der Kristallnadeln steht. AMBRONN ist es nun in der Tat gelungen, auf künstlichem Wege eine solche Masse herzustellen, die optisch annähernd ähnliche Verhältnisse darbietet wie das Kirschgummi. Fäden aus dickem Kanadabalsam zeigen an sich keine Spur von Doppelbrechung. „Schmilzt man aber Wachs mit Kanadabalsam oder Kolophonium zusammen, so lassen sich aus dieser Mischung, vorausgesetzt daß nicht zu viel Wachs zugesetzt wurde, lange und sehr dünne Fäden ziehen, und diese Fäden zeigen genau dieselbe Reaktion, wie jene aus Kirschgummi. Dabei ist es auch mit starken Vergrößerungen in der Regel nicht möglich, in solchen Fäden einzelne Wachskristalle deutlich zu unterscheiden." Dennoch kann es kaum zweifelhaft sein, daß die Doppelbrechung in diesem Falle auf der Wirkung sehr kleiner gleichsinnig orientierter anisotroper Partikelchen beruht, deren optische Reaktion der nadelförmiger Wachskristalle entspricht und die durch das Ziehen sämtlich mit ihren Längsachsen parallel der Zugrichtung gestellt werden.

Man wird nicht leugnen können, daß die angeführten Beobachtungen ganz außerordentlich zugunsten der Annahme einer kristallinisch-micellaren Struktur im Sinne NAEGELIs auch bei den nicht organisierten Kolloïden sprechen. „Denken wir uns die Micellen als stäbchenförmige Gebilde unter der Vorraussetzung, daß in dem speziellen Falle des Kirsch- und Traganthgummis die wirksame optische Elastizitätsellipse (im Sinne von NAEGELI und SCHWENDENER) mit ihrer längeren Achse senkrecht zur Längsachse der Stäbchen orientiert ist (bei anderen Kolloïden, wie Gummi arab., Gelatine, Agar, wäre die umgekehrte Orientierung des Elastizitätsellipsoïds anzunehmen), so erscheint es leicht verständlich, wie im gequollenen Zustand bei Einwirkung von Spannungen wegen der leichten gegenseitigen Verschiebbarkeit der Micelle eine gleichsinnige Orientierung derselben angestrebt und somit ein in allen Teilen gleicher optischer Gesamteffekt erzielt wird. Daß Gummi in ungespanntem Zustande als isotroper Körper sich erweist, kann kaum als Einwand gelten, denn die anisotropen Micelle sind ursprünglich nach allen Richtungen gelagert und außerdem so klein, daß sie selbst in ihrer Gesamtheit nicht als eine depolarisierende Schicht wirken können."

„Auf Grund dieser Annahmen ergibt sich nun sofort eine ungezwungene Erklärung der oben erwähnten Versuchsresultate. Im festen Gummi findet eine Orientierung durch Spannung nicht statt; da die leichte Verschiebbarkeit der Micelle hier fehlt; es kann demnach der optische Effekt nur in ähnlicher Weise erreicht werden, wie in anderen festen Körpern, z. B. im Glase. Wird jedoch das feste Gummi im gespannten Zustand einer Quellung unterworfen, so kann jetzt unter Einwirkung der gegebenen Spannung eine Orientierung angestrebt und infolgedessen die entgegengesetzte optische Reaktion hervorgerufen werden. Nicht so im umgekehrten Falle: ein gequollenes Stück Gummi, welches im gespannten Zustand eintrocknet, wird die einmal eingeleitete Orientierung und somit auch seinen optischen Charakter beibehalten. Preßt man ein Stück Gummi von kautschukartiger Konsistenz schnell zusammen, so tritt zunächst, da zur Orientierung der Teilchen eine gewisse Zeit nötig ist, eine Spannung in demselben Sinne wie beim spröden Gummi auf. Der hierdurch erzielte Effekt wird aber sehr bald wieder ausgeglichen durch die nunmehr eintretende Orientierung und geht alsdann in die entgegengesetzte Reaktion über."

„Ebenso leicht erklärt sich aus der gemachten Annahme auch die merkwürdige Erscheinung, daß beim plötzlichen Aufhören der Spannungen in dem gequollenen Gummi die Doppelbrechung für kurze Zeit noch verstärkt wird. Bei solchem Gummi wird immer der optische Gesamteffekt eine Resultierende sein aus der durch die Spannung (an sich) bedingten Anisotropie und derjenigen, welche

infolge der Spannung durch die Orientierung entsteht. Beide wirken aber in unserem Falle in entgegengesetztem Sinne. Die Spannung allein bedingt in der Druckrichtung eine negative Doppelbrechung, die Orientierung der Micelle dagegen eine positive, und der wirklich eintretende optische Effekt wird demnach eine Differenz dieser beiden sein. Hört nun die Spannung plötzlich auf, so bleibt die einmal erfolgte Orientierung noch einen Moment erhalten und kommt in ihrer optischen Wirkung rein zur Geltung. Es muß infolgedessen für diese kurze Zeit die Doppelbrechung verstärkt werden, da ja die im entgegengesetzten Sinne wirkende Spannung nunmehr fehlt.“

Ich habe es für angemessen gehalten, diese Betrachtungen AMBRONNs mit seinen eigenen Worten zu zitieren, weil ich sie für die vorliegende Frage für höchst bedeutungsvoll halte, denn gerade die zuletzt erwähnten Befunde lassen, wie er selbst bemerkt, kaum eine andere Deutung zu als die Annahme anisotroper kleinster Teilchen. Nun hat allerdings v. EBNER den Angaben AMBRONNs auf das entschiedenste widersprochen (58) und sie für eine Täuschung erklärt. Er hält daran fest, daß beim Pressen eines Stückes von gequollenem Kirschgummi „momentan“ die positive Färbung auftritt und auch sofort beim Nachlassen des Druckes verschwindet. Ebenso die negative Reaktion beim Dehnen. v. EBNER experimentierte mit Gummistücken, welche in Dreiviertel-Alkohol gequollen und daher noch ziemlich wasserreich waren. Solche reagieren nun in der Tat sofort anomal, wovon ich mich selbst überzeugt habe. Nach SCHWENDENER hätte man dies so zu deuten, „daß die Micelle sich infolge der größeren Beweglichkeit viel zu rasch in die Gleichgewichtslage stellen, als daß die Uebergänge zur Wahrnehmung gelangen könnten“. Umgekehrt reagieren Stücke, welche zu weit entwässert wurden (Neunzehntel-Alkohol) bei Druck im wesentlichen wie trockenes Gummi oder wie Glas, nur daß binnen $^1/_4$ Stunde ein Zurückgehen der Polarisationsfarbe auf das Rot des Gipsplättchens stattfindet (SCHWENDENER). Um die AMBRONNsche Erscheinung deutlich zur Wahrnehmung zu bringen, ist demnach ein ganz bestimmter Quellungsgrad erforderlich. Ich fand in Uebereinstimmung mit SCHWENDENER Gummistücke, welche einige Tage in $^7/_8$ Alkohol gelegen hatten und eine ziemlich derbe Konsistenz besaßen, am besten geeignet. An solchen gelingt es ohne Schwierigkeit, sich davon zu überzeugen, daß sie bei Druck- oder Zugspannung im ersten Momente wie Glas reagieren, worauf dann bald die entgegengesetzte Wirkung eintritt.

b) Guttapercha und eingedickte Metaphosphorsäure.

Für die Beurteilung und richtige Bewertung der mitgeteilten Tatsachen ist es nun von großem Interesse, daß auch Fälle bekannt sind, wo anisotrope Teilchen, auf deren gleichsinnige Orientierung es ankommt, nicht wie bei den bisher genannten Substanzen, unsichtbar, sondern direkt sichtbar sind. Dies gilt beispielsweise von ganz dick eingekochter Phosphorsäure (Metaphosphorsäure) sowie von Guttaperchalamellen. Bei der ersteren hat schon MACH nachgewiesen, daß sie bei Kompression entgegengesetzt wie Glas, also entsprechend wie Kirschgummi reagiert. Nach AMBRONN (9) bilden sich in der heiß ausgegossenen Säure beim Abkühlen „sehr zahlreiche kleine, stark doppelbrechende Kriställchen von solcher Kleinheit, daß man schon stärkere Vergrößerung anwenden muß, um sie sehen zu können“. Diese, anfangs in regelloser Lagerung verteilt, streben, wenn auch nur vorübergehend, bei Einwirkung eines Druckes einer um die Druckrichtung annähernd symmetrischen Lagerung zu. Das Resultat dieser Orientierung muß aber notwendig Doppelbrechung sein, deren Charakter dann in erster Linie von dem optischen Verhalten der einzelnen Kriställchen abhängt, ganz unabhängig davon, ob, was im gegebenen Falle nicht anzunehmen ist, die Grundsubstanz auch doppelbrechend wird oder nicht.

Noch deutlicher als bei den Machschen Versuchen mit sirupdicker Phosphorsäure tritt die Abhängigkeit der resultierenden Doppelbrechung von eingelagerten Kriställchen in Guttaperchalamellen hervor. Nimmt man recht dünne Lamellen und benutzt während des Versuches starke Vergrößerung, so erkennt man sofort, daß die eingelagerten Kristallmassen eine maßgebende Rolle bei der infolge schwacher Dehnung zustande kommenden anomalen Doppelbrechung spielen. „Man sieht nämlich ganz deutlich, daß im ungespannten Zustande zahlreiche im optischen Querschnitt kreisrunde und sehr regelmäßig gestaltete Kristalldrusen in einer isotropen Grundsubstanz eingebettet liegen. Diese Sphärokristalle bestehen aus radial gestellten Nadeln und geben über dem Gipsplättchen ein sogenanntes negatives Kreuz, d. h. die längeren Achsen der Elastizitätsellipsen liegen tangential und somit senkrecht zu den feinen radial stehenden Nadeln. Diese haben also in bezug auf ihre Längsrichtung negative Doppelbrechung. Schon bei schwacher Dehnung werden diese Kristalldrusen, die jedenfalls sehr weich und plastisch sind, deformiert, so daß sie senkrecht zur Zugrichtung etwas zusammengedrückt und in dieser Richtung etwas verlängert, also schwach elliptisch erscheinen. Die Folge davon ist aber, daß jetzt in den Drusen diejenigen Nadeln überwiegen, deren Längsrichtung einen kleineren Winkel als 45° mit der Dehnungsrichtung bildet. Somit muß die resultierende Doppelbrechung . . . den umgekehrten Charakter wie im Glase haben. Läßt man nunmehr eine stärkere Dehnung eintreten, so erreicht natürlich jene Deformation der Sphärokristalle sehr bald eine gewisse Grenze; jetzt wird aber die vorher noch nahezu isotrope Grundmasse gleichfalls stark doppelbrechend und zwar im normalen Sinne wie Glas. So kommt es, daß bei einer bestimmten Stärke der Dehnung scheinbar ein neutraler Zustand — vorausgesetzt, daß man mit schwacher Vergrößerung arbeitet — und später der umgekehrte Zustand eintritt. Bei starker Vergrößerung sieht man aber auch jetzt noch ganz deutlich diejenigen Sektoren der elliptisch gewordenen Drusen, die entgegengesetzte Reaktion ergeben.“ (Ambronn.)

„Es ist eine bekannte Eigenschaft der festen Guttapercha, im warmen Wasser weich und dehnbar zu werden. Untersucht man nun eine dünne Lamelle, die kurze Zeit in Wasser von etwa 45° C eingetaucht war, unter dem Mikroskop, so erkennt man sofort, daß die sämtlichen doppelbrechenden Kristalldrusen verschwunden sind. Wahrscheinlich bestehen sie aus einer Substanz, die bei jener Temperatur bereits schmilzt und zufolgedessen isotrop wird.“ Unterwirft man nun eine solche kristallfreie Lamelle in einem Trog mit warmem Wasser der Dehnung unter dem Mikroskope, so unterbleibt jede anomale Reaktion, und es tritt von vornherein auch bei schwacher Dehnung eine zunächst kaum bemerkbare Doppelbrechung ein, die sich bei stärkerem Zuge ganz erheblich steigert. (Ambronn.)

Diese Beobachtungen sind nun offenbar von größter Bedeutung für die Beurteilung gewisser Fälle anomaler Doppelbrechung bei pflanzlichen Zellmembranen.

5. Verhalten cutikularisierter, verkorkter und verholzter Zellwände.

Alle bisher mitgeteilten Erfahrungen über das Polarisationsbild quer- oder längsdurchschnittener pflanzlicher Zellmembranen ergeben als Regel eine tangentiale Lage der längeren Achse der wirsamen Elastizitätsellipse, während die kleine Achse radial gerichtet ist. Hiervon bilden nun cuticularisierte sowie verkorkte Zellwände oder Wandabschnitte eine sehr bemerkenswerte Ausnahme, indem hier die Achsenlage an Schnitten, die senkrecht auf die Membranfläche geführt wurden, direkt entgegengesetzt ist. Während demnach die Cellulosemembranen in bezug auf die Richtung

der Tangente als optisch negativ bezeichnet werden können, zeigen cuticularisierte oder verkorkte Schichten ein gegenteiliges Verhalten, die lange Achse liegt radial, die kurze tangential (Fig. 19).

Durchschnitte teils cuticularisierter, teils aus reiner Cellulose bestehender Membranen zeigen demgemäß bei gleicher diagonaler Lage in dem durch eine Gipsplatte gefärbten Gesichtsfeld des Polarisationsmikroskopes verschiedene, zueinander nahezu komplementäre Farben. Ein Durchschnitt der freien Außenfläche der Blattepidermiszellen von *Aloë margaritifera* z. B. zeigt im Rot I. Ordnung, wenn die Richtung der Membranfläche mit derjenigen der Polarisationsebene der ordinären Strahlen, d. h. der kurzen Achse der Elastizitätsellipse des Gipsplättchens zusammenfällt, die Cuticula in blauer (Additions-), die Cellulose in gelber (Subtraktions-)Farbe.

Nach Ambronn (5) handelt es sich dabei im wesentlichen um die Folgewirkung der Einlagerung gewisser „inkrustierender" Substanzen. Dasselbe scheint auch bezüglich des gleichartigen Verhaltens verkorkter Zellen zu gelten. Für diese hatte schon Dippel (53) festgestellt, daß sie bei Behandlung mit Kalilauge ihre normale optische Reaktion verlieren, eventuell sogar eine Umkehrung des Achsenverhältnisses zeigen. Sehr deutlich läßt sich nach Ambronn (l. c.) dieser Einfluß eingelagerter Substanzen an Querschnitten der kutikularisierten Epidermis von *Clivia nobilis* sowie der Korkhäute der Birke zeigen. Werden solche Schnitte in Wasser oder verdünntem Glyzerin bis zur Siedehitze erwärmt, und bringt man sie noch warm unter das Mikroskop, so erkennt man sofort, daß die Cuticula bzw. die verkorkten Membranen über dem Gipsplättchen sich neutral verhalten und daß mit dem Erkalten die frühere optische Reaktion in vollster Deutlichkeit wiederkehrt, während das optische Verhalten der angrenzenden Cellulosepartien dabei ganz unverändert bestehen bleibt (Ambronn). Ambronn schließt daraus, „daß in jenen Membranen die Einlagerungssubstanz in kristallinischer Form mit gleichsinniger Orientierung der kleinsten Teilchen vorhanden ist, ferner daß dieselbe bei einer der Siedehitze des Wassers nahekommenden Temperatur schmilzt und somit optisch neutral wird, nach dem Erkalten jedoch wieder in derselben Form wie früher auskristallisiert". Man hat, wie noch zu besprechen sein wird, die besondere Beschaffenheit der verkorkten und cuticularisierten Membranschichten vielfach auf die Einlagerung wachs- oder fettähnlicher Substanzen bezogen, und es erscheint daher von Interesse, zu prüfen, wie sich Kristalle solcher Körper optisch verhalten.

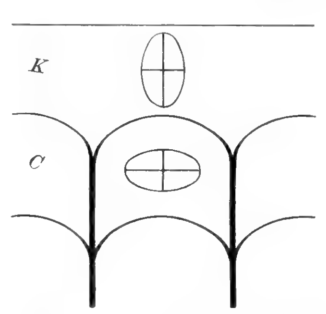


Fig. 19. Querschnitt durch die Außenwand einer Epidermis. *K* Kutikula, *C* Cellulosenmembran (schematisch). (Nach Ambronn.)

Ambronn untersuchte Wachs, Stearin, Talg, Schweinefett, Butter und Aehnliches; es ergab sich, „daß die Kristallnadeln, welche sich in allen diesen Körpern finden, über dem Gipsplättchen Sub-

traktionsfarben zeigen, wenn ihre Längsrichtung mit der längeren Achse der Kristallplatte zusammenfällt, daß also die größere Achse der wirksamen Elastizitätsellipse in den Nadeln senkrecht zur Längsrichtung orientiert ist; es läßt sich hieraus mit einiger Wahrscheinlichkeit auf die Orientierung der kleinen Wachsteilchen in den Membranen schließen".

„Erwärmt man etwas Wachs auf dem Objektträger und breitet die geschmolzene Masse zu einer dünnen Schicht aus, so erhält man beim Erkalten zahlreiche nadelförmige Kristalle, deren Elastizitätsellipse quer zur Längsrichtung gestellt ist. Fährt man nun mit einem prismatischen Bleistift, dessen kurze Endkante man schwach auf den Objektträger drückt, über die Kristalle, so entsteht eine dünne stellenweise ganz homogen aussehende Schicht von Wachs, welche deutliche Doppelbrechung zeigt. Dabei ist die wirksame Elastizitätsellipse parallel zur Strichrichtung orientiert. An Stellen, wo der Stift aufgesetzt wurde, sind nun häufig noch Uebergangsstadien vorhanden, aus welchen sich ergibt, daß die Kristalle selbst und ebenso die noch wahrnehmbaren Teile derselben sich quer zur Strichrichtung gestellt haben; die Lage ihrer Elastizitätsellipsen ist also genau dieselbe, wie in der homogenen Schicht, d. h. parallel zur Strich-(Zug-)Richtung."

„Führt man jetzt dasselbe Experiment mit irgendeiner anderen Substanz aus, deren Kristalle zwar ähnliche Formen, aber eine longitudinal nicht quer orientierte Elastizitätsellipse aufweisen, so erzeugt die durch Aufstreichen erhaltene Schicht die entgegengesetzten Polarisationsfarben. Der Charakter dieser Farben hängt also nicht von der mechanischen Wirkung des Streichens, sondern einzig und allein von der Stellung der wirksamen Elastizitätsellipse in den Kristallen und den daraus hervorgehenden, zuletzt nicht mehr sichtbaren Teilchen ab."

„Die wachs- und fettartigen Substanzen gehören demnach mit den Gummiarten zu der ansehnlichen Gruppe von Körpern, welche im weichen bis halbfesten Zustande infolge mechanischer Eingriffe Doppelbrechung zeigen, wobei jedoch der optisch positive oder negative Charakter der Interferenzfarben nicht durch Kompression oder Dilatation, sondern durch die gleichsinnige Orientierung anisotroper Teilchen bedingt wird." (Schwendener.)

Versuche Ambronns, durch künstliche Einlagerung wachs- oder fettartiger Körper die normale Doppelbrechung von Cellulosemembranen umzukehren, d. h. die tangentiale Stellung der langen Achse des Elastizitätsellipsoïds in eine radiale umzuwandeln, haben bisher zu keinem Resultate geführt. Dagegen gelang, wie schon oben erwähnt wurde, die Einlagerung von Jod und gewissen Farbstoffen von ähnlichem optischen Verhalten.

Das Beispiel cuticularisierter und verkorkter Zellmembranen zeigt, daß auch die chemische Zusammensetzung der völlig entwickelten Membran ihr optisches Verhalten in maßgebender Weise beeinflußt, indem gewisse Stoffe sich erst allmählich in ihr bilden resp. eingelagert werden.

In dieser Beziehung ist die Vergleichung von Kork- und Holzzellen von großem Interesse. Während die ersteren bei Entfernung der wesentlichsten inkrustierenden Substanzen ihre doppelbrechenden Eigenschaften in auffälligster Weise ändern oder sogar ganz einbüßen, erscheint nach Mazeration mit dem Schulzschen Gemisch ($KClO_3$

+ HNO_3) die nunmehr „lignin“-freie, aus reiner Cellulose bestehende Wand der Holzzellen stark doppelbrechend. Das gleiche gilt auch von verholzten Bastzellen. REMEC (190) untersuchte daraufhin die sehr stark anisotropen Hanffasern. Bei Vergleichung entholzter und normaler Fasern ergab sich, „daß sie bei gleicher Dicke im Mittel auch die gleiche Polarisationsfarben zeigten: es gaben z. B. verholzte und entholzte Fasern mit 10 μ dicken Membranen die Farben Blau-Grün. Fasern von *Musa textilis* geben als höchste Farbe Gelb I. Ordnung, welches sie auch dann zeigen, wenn aus ihnen das Lignin entfernt war.“ Das „Lignin“ spielt also beim Doppelbrechungsvermögen der Fasern keine Rolle.

Es wird durch diese Erfahrungen die Vermutung nahegelegt, daß die Substanz, deren Teilchen in bestimmter Anordnung die normale Doppelbrechung pflanzlicher Zellmembranen bedingt, die in den meisten Fällen als Grundlage derselben zu betrachtende reine Cellulose (Dextrosecellulose) ist. So bestechend eine solche Annahme auf den ersten Blick zu sein scheint, so gibt es doch auch Tatsachen, welche sich nur schwer damit in Uebereinstimmung bringen lassen.

Zunächst ist es sehr bemerkenswert, daß, wie seit lange bekannt ist, die pflanzliche Zellhaut ihre doppelbrechenden Eigenschaften immer erst einige Zeit nach ihrer Anlegung erhält. „Ganz junge eben neu gebildete Membranen sind isotrop. Die Anisotropie tritt ein auch an solchen Membranen, welche dieselbe Dicke beibehalten, die sie im einfach brechenden Zustande besaßen.“ (W. HOFMEISTER.) Nach W. HOFMEISTER läßt sich diese Tatsache mit Leichtigkeit an in Teilung begriffenen Zellen von *Cladophora fracta* und *glomerata* konstatieren. „Der optische Durchschnitt in Ausbildung begriffener und eben fertig gewordener Scheidewände bricht das Licht nicht doppelt. Ebenso die jüngsten Zellwände des Cambiums auf Querdurchschnitten phanerogamer Stämme, die in lebhafter Vegetation begriffen sind (z. B. von *Astragalus cicer*, *Ricinus communis*, *Cereus peruvianus*, *Pinus Laricio* in Stämmen, die sich in Winterruhe befinden, sind alle Zellmembranen doppelbrechend). Die erwähnten Membranen erhalten sämtlich mit vorrückendem Alter die Eigenschaft der Doppelbrechung, noch bevor sie eine merkliche Zunahme der Dicke erkennen lassen.“ Man kann an zwei verschiedene Möglichkeiten der Erklärung denken, entweder es ist in jugendlichen Zellhäuten die besondere (orientierte) Anordnung der kleinsten Teilchen, die der Anisotropie unter allen Umständen zugrunde liegt, und die ursprünglich sicher durch Spannungen erzeugt wird, welche mit dem Wachstum sich entwickeln, noch nicht eingetreten, oder aber es kommt erst später zu einer entsprechenden chemischen Metamorphose, zu einer Einlagerung doppelbrechender Substanz. Zugunsten dieser letzteren Annahme ließe sich anführen, daß es in der Tat gelingt, die Wand gewisser an sich sehr stark doppelbrechender Zellen ihrer anisotropen Eigenschaften zu berauben, ohne jede Veränderung ihrer ursprünglichen Form und Struktur.

Bei Versuchen, welche ich seinerzeit (21) über die Wirkung eines im Lebersekret (Magensaft) von Schnecken (*Helix*) und Crustaceen (*Astacus*) enthaltenen celluloselösenden Enzymes anstellte, ergab sich, daß an dünnen Schnitten des bekanntlich aus sehr stark verdickten

Zellen bestehenden Endosperms der Dattel und der Steinnuß (*Phytelephas*) vor der völligen Lösung der Wände eine sehr charakteristische Veränderung ihres optischen Verhaltens eintrat, die schon im gewöhnlichen Licht scharf hervortrat. Normal besteht die meist homogen erscheinende Zellwand auf Längs- oder Querschnitten aus einer gleichmäßig stark lichtbrechenden und zugleich anisotropen Substanz. Die Anisotropie zeigt durchaus das gewöhnliche Verhalten; die längere Achse der Elastizitätsellipse hat eine tangentiale Lage, während die kleine Achse am Querschnitt radial gerichtet ist. Handelt es sich um einen annähernd senkrecht zur Achse der länglichen Zelle geführten Schnitt, so bieten die ziemlich breiten, fast kreisrunden Zellringe zwischen gekreuzten Nicols das zierliche Bild der erwähnten vier kreuzförmig angeordneten hellen bzw. dunklen Zonen dar. Nach etwa 6—10-stünd. Einwirkung unverdünnten Magensaftes von *Helix pomatia* (bei etwa 30° C) findet man die Zellringe, soweit sie aus stark lichtbrechender Substanz bestehen, stark reduziert. Sie sind nicht nur viel schmaler geworden, sondern erscheinen an vielen Stellen auch nicht mehr zusammenhängend. Meist erkennt man an dem in Glyzerin liegenden Präparate nur noch einzelne Stücke oder halbmondförmige Segmente der ursprünglich geschlossenen Ringe, die anscheinend vielfach außer allem Zusammenhang stehen. Bei sorgfältiger Regulierung der Beleuchtung läßt sich aber leicht feststellen (besonders bei Untersuchung in der ursprünglichen Verdauungsflüssigkeit), daß die Ringe, ja überhaupt die ganze ursprüngliche Form der Zellen noch fast unverändert erhalten sind und nur das starke Lichtbrechungsvermögen verloren haben, indem offenbar gewisse Stoffe herausgelöst oder wenigstens chemisch verändert worden sind. Der zurückbleibende Rest erscheint als eine außerordentlich blasse, homogene Substanz von fast demselben Lichtbrechungsvermögen, wie das umgebende Medium, so daß sie bei flüchtiger Beobachtung leicht ganz übersehen werden kann. Zwischen gekreuzten Nicols erkennt man nun sofort, daß mit dem Schwinden der stark lichtbrechenden Substanz auch die Anisotropie aufhört, indem jene Schatten der Zellringe sich völlig isotrop verhalten oder höchstens noch schwache Spuren von Doppelbrechung erkennen lassen. Etwas anders wirkt Krebsmagensaft. Hier bleiben die Mittellamellen, welche vom Schneckensekret in erster Linie angegriffen und gelöst werden, erhalten und treten als stark glänzende Linien hervor, die sich von den angrenzenden Verdickungsschichten um so deutlicher abheben, als diese, ohne zunächst gelöst zu werden, ganz gleichmäßig ihr starkes Lichtbrechungsvermögen und damit auch ihre doppelbrechenden Eigenschaften verlieren. Während demnach bei Anwendung von Schneckenmagensaft innerhalb der verblaßten Zellwände bis zuletzt kleinere und größere Schollen stark lichtbrechender (anisotroper) Substanz sichtbar bleiben, sinkt unter der Einwirkung von Krebssaft das Lichtbrechungsvermögen und die Anisotropie ganz allmählich in der ganzen Dicke der Zellmembranen gleichmäßig an allen Punkten.

Ohne eine erneute mikrochemische Untersuchung von Zellmembranen, die zum größten Teil aus Hemicellulosen bestehen, läßt sich eine sichere Deutung dieses eigentümlichen Verhaltens nicht wohl geben. Als sicher darf aber gelten, daß im gegebenen Falle doppelbrechende Teilchen in gesetzmäßiger Anordnung innerhalb einer isotropen Grundmasse liegen,

aus der sie durch geeignete Mittel ohne Störung des Zusammenhanges herausgelöst werden können.

Von größtem Interesse ist auch das optische Verhalten von Zellmembranen, deren ursprüngliche organische Substanz ganz oder fast ganz durch mineralische Inkrustationen ersetzt wurde. Es können solche, wie wir später noch sehen werden, schon während des Lebens entstehen (vitale Verkieselung oder Verkalkung) oder aber an abgestorbenen Teilen, und dann spricht man von „Versteinerung". Wie schon v. MOHL (gezeigt hat, zeigen die beim Glühen zurückbleibenden Skelette stark verkieselter Zellen dieselben doppelbrechenden Eigenschaften, wie vorher, und das gleiche gilt nach FELIX (60) wenigstens in vielen Fällen auch von den in Kieselsäure verwandelten Zellwänden gewisser fossiler Hölzer (Holzopale).

Leider sind aber alle diese Erscheinungen noch so wenig genau untersucht (obschon sie es in hohem Maße verdienen würden), daß sich ein näheres Eingehen an dieser Stelle erübrigt.

D. Entstehung und Wachstum pflanzlicher Zellmembranen.

1. Die erste Bildung der Zellhaut.

Die Entstehung der pflanzlichen Zellhaut ist zu verschiedenen Zeiten sehr verschieden aufgefaßt worden. Die älteren Autoren, vor allen H. v. MOHL, begnügten sich mit der allgemeinen Angabe, daß das Plasma die Celluloseteilchen in nicht näher bekannter Weise an der Außenfläche ausscheidet. Dagegen stellte PRINGSHEIM 1854 die Ansicht auf, daß die peripherische Schicht, die „Hautschicht", sich direkt in Cellulose umwandle, während nach W. HOFMEISTER „die Substanz der neu sich bildenden festen Zellmembran aus dem Protoplasma, in welchem sie zuvor enthalten war, in keinem anderen Aggregatzustande ausgeschieden werden kann, als in dem einer Flüssigkeit, welche außerhalb der Hautschicht als eine Schicht aus neuem, von dem der bleibenden Hautschicht verschiedenem Stoffe, in die Erscheinung tritt. PRINGSHEIMS Ansicht, die anfangs ziemlich unbeachtet blieb, fand später namentlich in SCHMITZ und STRASBURGER (232) Vertreter. Nach dem ersteren „bildet sich die äußerste Schicht des Plasmakörpers allmählich zu einer immer dichteren Schicht aus, die zunächst noch fest mit dem übrigen Plasmakörper verbunden ist; allmählich aber gelingt es immer leichter, diese verdichtete Hautschicht von dem kontrahierten Plasmakörper abzulösen, und schließlich haftet dieselbe als innere Verdickungsschicht an der bisherigen Zellwand fest an". Beide letztgenannte Beobachter äußern sich noch bestimmter dahin, daß gewisse geformte Bestandteile des Plasmas (Mikrosomen, Granula), die eiweißhaltig sein sollen, cellulosebildend auftreten. Es wird auf die regelmäßig vorhandene Ansammlung von solchen Körnchen in der membranogenen Plasmaschicht hingewiesen, wobei jene allmählich und zwar zum Teil schon vor der Membranbildung verschwinden. Namentlich bei lokalen Zellhautverdickungen sollen diese schon vorher deutlich im Protoplasma durch die Anordnung der Granula gekennzeichnet sein; indessen ist leicht ersichtlich, daß daraus keineswegs auf eine direkte Umwandlung der peripheren Plasmaschicht in Cellulose geschlossen werden kann, da man ja nicht weiß, ob nicht jene Körnchen schon Ausscheidungsprodukte sind und in welchem Verhältnis sie zur Zellhaut stehen.

Der sicherste Weg, um zu einer bestimmten Entscheidung bezüglich der ersten Entstehung der Zellmembran zu gelangen, würde offenbar darin bestehen, dieselbe im ersten Entwicklungsstadium vom lebenden Protoplasten durch Plasmolyse zu trennen und eine genaue mikrochemische Untersuchung dieses ersten Häutchens vorzunehmen.

Klebs (104) hat eine Reihe solcher Versuche angestellt, indem er die experimentell veranlaßte Neubildung von Zellhaut mit Hilfe färbender Mittel beobachtete, vor allem an *Vaucheria*, die sich dazu ganz besonders eignet. Zerschneidet man *Vaucheria*-Schläuche unter Wasser in Stücke, so treten zahlreiche Plasmaballen heraus, von denen aber die meisten rasch zugrunde gehen. Bei Anwendung verdünnter Zuckerlösung, die schon Pfeffer benutzte, um die Plasmateile länger lebendig zu erhalten, geht die Membranbildung um dieselben ungemein viel lebhafter vor sich. Aehnliche Vorteile wie 1-proz. Glykose oder Rohrzucker gewähren auch (1-proz.) Lösungen von Milchzucker, Dulcit, Glyzerin, Leucin, Glykokoll. Die Bildung einer neuen Zellhaut geht im allgemeinen sehr schnell vor sich; an den Enden der im alten Schlauch steckenden Teilstücke bisweilen schon nach wenigen Minuten, langsamer an der Oberfläche der hervorquellenden Enden. Unter den frei schwimmenden Plasmaballen gibt es dann immer einige selbst ganz große, die mehrere Tage leben, aber keine Membran bilden. Die ersten Anfänge der Hautbildung lassen sich am besten beobachten, wenn man der Zuckerlösung etwas Kongorot zumischt. Dieses färbt die alten Zellwände schmutzig-gelbrot, die neugebildete Membran aber leuchtend rot. Betrachtet man eine aus einem geöffneten Schlauch sich vorwölbende Plasmamasse genauer, so sieht man, daß sie zunächst unter Wasseraufnahme aufschwillt und in lebhafter Bewegung begriffen ist: in der peripheren Schicht sammeln sich Körnchen an; hier beginnt auch die Bildung einer roten Zellhaut, aber durchaus nicht immer ganz gleichmäßig, sondern nicht selten als ein zart rosiger Anflug an einer Stelle oder gleichzeitig an mehreren, die nach und nach sich vergrößern und verschmelzen. An diesen roten Flecken läßt sich in diesem Stadium keine Trennung von Zellhaut und Plasma durch Reagenzien bewirken. Selbst wenn schon ringsum eine rote Schicht sich gebildet hat, ist der Zusammenhang mit dem Plasma noch ein sehr inniger. Mit Chlorzinkjod, welches alte Zellwände von *Vaucheria* gar nicht färbt, färbt sich die neugebildete Zellhaut violett. In manchen beiderseits geöffneten *Vaucheria*-Schläuchen zieht sich durch das Hervorquellen des Inhaltes an beiden geöffneten Enden die Plasmamasse auseinander, so daß beide Hälften noch durch schmale Plasmastränge in Verbindung bleiben. Bei beiden oft sehr ungleichen Teilstücken geht dann die Zellhautbildung vor sich, zugleich bildet aber auch das Mittelstück Zellwandmasse entweder so, daß noch etwas Plasma übrigbleibt oder daß das ganze Plasmastück völlig in Zellhaut umgewandelt wird (Fig. 20). So können zwei Teilstücke bald durch dickere, bald durch ganz dünne, rote Cellulosestränge verbunden bleiben; gleichwohl konnte Strasburger (232, 233), der die Versuche von Klebs an *Vaucheria* wiederholte und vollinhaltlich bestätigte, hier niemals einen direkten Uebergang von Plasma in die Zellhaut konstatieren und hält es für bewiesen, daß „bei der Neubildung der Membran an Wundstellen und um entleerte Plasmamassen tatsächlich die Zellhaut **durch Ausscheidung** gebildet wird“. Obschon, wie Klebs und Strasburger fanden, der Protoplast der ganz jungen Zellhaut sehr innig anhängt, so gelingt es doch niemals, vom Plasma ein Häutchen plasmolytisch abzuheben, das nicht schon in der Kongorot-Zuckerlösung rot gefärbt wäre oder das sich in der farblosen Zuckerlösung nicht schon durch Chlorzinkjod als Cellulosehäutchen nachweisen ließe.

Bis in die höchsten Klassen des Pflanzenreiches bietet sich die Möglichkeit dar, den Protoplasten nach Abhebung von seiner alten Zellhaut durch Plasmolyse zu veranlassen, eine neue zu bilden. Für die plasmolytischen Versuche wurden von Klebs Lösungen von 16—20 Proz. Rohrzucker oder 10 Proz. Glykose benützt.

Die Zeit, welche von der Erreichung des Gleichgewichtszustandes bei der Plasmolyse bis zum Auftreten der ersten Zellhautschicht verläuft, ist bei derselben Konzentration der Zuckerlösung bei verschiedenen Pflanzen sehr wechselnd. Am schnellsten bildet *Vaucheria* neue Zellhaut, so in 10-proz. Glykose oft schon nach der ersten Stunde. Bei *Conferva* spec. dauert es 1—2 Tage. Zygnemen brauchen etwa 3—4 Tage. Am längsten dauert es bei den Blattzellen von *Funaria* und *Elodea*, die gewöhnlich 8—10 Tage brauchen, um sich mit neuer Zellhaut zu umkleiden. Die in den Zuckerlösungen nach Plasmolyse neu entstehende Zellhaut erscheint in

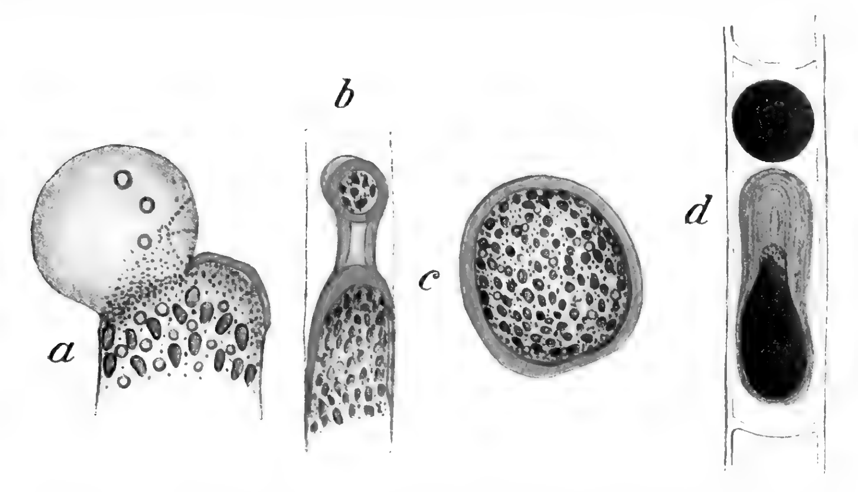


Fig. 20. *Vaucheria.* a Ein durch Schnitt geöffnetes Fadenende; die herausgequollene Plasmamasse hat Zellhaut nur an einer kleinen Stelle gebildet, an der anderen hat eine Plasmablase sich vorgestülpt, an deren Basis durch Zusammenfluß von Körnchen eine neue Zellhaut entsteht. (1 Proz. Zucker und Kongorot.) b *Vaucheria.* Durch Zerstückelung getrennte Plasmazellen durch neugebildete aus den vorher vorhandenen Plasmafäden entstandene Zellhautmasse vereinigt. c *Vaucheria.* Frei herausgetretener Plasmaballen in 1 Proz. R-Zucker und Kongorot mit breiter, neuer Zellwandmasse umgeben. d *Zygnema.* Der Plasmakörper einer Zelle in zwei Hälften zerfallen; nur die kernhaltige hat neue Zellhaut gebildet. (Nach KLEBS.)

manchen Fällen als ein sehr zartes homogenes Häutchen, bei vielen Algen dagegen als eine breite weiche Masse, die nicht selten eine deutliche Schichtung erkennen läßt (Fig. 20), bei *Zygnema* oft in der Weise, daß fast ausschließlich an den beiden Enden des Protoplasten lebhafte Neubildung von Zellhautschichten vor sich geht (Fig. 20). Bisweilen findet aber die fortdauernde Schichtenbildung rings um den Protoplasten statt, der dadurch mehr und mehr verkleinert wird, bis er als kleiner Rest zugrunde geht, während um ihn zahllose Wandschichten entstanden sind.

2. Das Wachstum der Zellhaut (Appositions- und Intussusceptionstheorie).

Auch die Frage, in welcher Weise die junge Zellhaut wächst, erscheint noch nicht definitiv gelöst. Die älteren Anatomen v. MOHL, SCHACHT u. a. folgerten aus der unmittelbaren Beobachtung der anatomischen Tatsachen, daß die Zellwand durch Apposition neuer Schichten in der Dicke wachse und daß nach Maßgabe des Längenwachstums eine Dehnung stattfindet. In seinem berühmten Buche über die Stärkekörner (158) machte NAEGELI auf die schwache Begründung dieser Lehre aufmerksam und versuchte die Intussusceptionstheorie, die er als für die Stärkekörner geltend ansah, auch für die Zellhaut anzuwenden. Man versteht darunter, wie der Name

sagt, ein Wachstum durch Einlagerung neuer Substanz zwischen die schon vorhandenen Massenteilchen. Freilich läuft, wie Noll (164) richtig hervorhebt, dieses Wachstum durch Intussusception schließlich doch wieder auf Apposition hinaus, wenn man die kleinsten Teilchen der wachsenden Substanz in Betracht zieht.

In der Folge wurde die Naegelische Auffassung durch Sachs, Hofmeister und Naegeli selbst bald als die einzig mögliche in den Vordergrund gestellt und zur herrschenden Lehre erhoben, so daß einzelne Stimmen, wie z. B. die von Dippel (51—53), die sich dagegen erhoben, unbeachtet blieben. Theoretische Bedenken gegen eine Intussusception liegen nicht vor, denn an sich ist es sehr wohl denkbar, daß ein Wachstum der Membran durch Einlagerung neuer Celluloseteilchen zwischen die bereits vorhandenen bewirkt wird. Man wird die Möglichkeit eines solchen Vorganges um so weniger bestreiten können, als ja Fälle bekannt sind, wo durch nachträgliche Einlagerung fremder (inkrustierender) Substanzen weitgehende chemische Veränderungen der Zellmembran bewirkt werden (Verkorkung, Verholzung, Mineralisierung). Demgegenüber erscheint es freilich schwierig, wenn überhaupt möglich, die Einlagerung gleichartiger (Cellulose-) Teilchen direkt nachzuweisen.

An Intussusception wird man natürlich in erster Linie bei dem Flächenwachstum einer Membran zu denken haben, während Apposition augenscheinlich bei der Verdickung einer Zellhaut die wesentlichste Rolle spielt. Ersterenfalls soll neben Intussusception noch einem anderen Umstande wesentliche Bedeutung zukommen, nämlich einer plastischen (unelastischen, d. h. in der Regel nicht rückgängig zu machenden) Dehnung der durch den Turgor (osmotischen Druck) des Zellinhaltes gespannten Membran.

Die Reaktion gegen die Intussusceptionstheorie Naegelis begann, als Schimper die Hauptgrundlage derselben, das Wachsen der Stärkekörner, wieder in der alten Weise durch Apposition erklärte. Schmitz nahm dann dieselbe Frage bezüglich des Zellhautwachstums auf und suchte, wenn auch noch sehr zurückhaltend, die allgemeine Gültigkeit der Naegelischen Lehre zu widerlegen.

Aber erst Strasburger (l. c.), gestützt auf ein sehr reiches Tatsachenmaterial, brach gänzlich mit den Anschauungen Naegelis und erklärte anfangs die Appositionstheorie für die allein richtige.

a) Dickenwachstum (centripetale Wandverdickung).

Gegenwärtig dürfte es kaum einem Zweifel unterliegen, daß das Dickenwachstum der Zellmembranen vor allem durch Apposition erfolgt.

Schon die älteren Beobachter brachten hierfür einige ziemlich entscheidende Beweise bei. So fand Strasburger, daß bei den jungen Bastfasern von *Taxus bacc.* sich der Innenseite der Zellhaut Oxalatkriställchen einlagern und so eine unverrückbare Schicht bilden, auf welche bei der weiter fortschreitenden Verdickung sich eine neue Zellhautschicht anlagert. Sanio hat ferner beobachtet, daß bei den Holzzellen der Kiefer in einzelnen Fällen die primäre Zellhautschicht schon verholzt war, wenn die zweite resp. dritte Schicht sich bildet, die dann nur durch Auflagerung entstanden sein kann. Endlich hat Baranetzky nachgewiesen, daß bei der Korkentwicklung gewisser Pflanzen auf der schon verkorkten Außenwand sich eine reine Celluloseschicht ausbildet. Wie man leicht sieht, ist die große Schwierigkeit, welche

sich der Erforschung des Dickenwachstums entgegenstellt, der Mangel einer bestimmten fest fixierten Marke in der Membran, an der bei dem weiteren Wachstum sicher zu erkennen ist, wie die Verdickung erfolgte. KLEBS ist es gelungen, solche Marken an Zygnemen künstlich zu erzeugen. Kultiviert man gewisse Zygnemen längere Zeit in 0,1-proz. Eisenweinstein, so beobachtet man an den lebenden Zellen schwarze körnige Massen, die an der Innenseite der Zellwand sitzen, bei der Plasmolyse daran haften bleiben und überhaupt eine unverrückbare Lage einnehmen. Erfolgt nun in einem solchen Falle das Dickenwachstum durch Apposition, so müßten diese körnigen Auflagerungen allmählich umschlossen werden von der neu sich auflagernden Zellhautlamelle und sich bei weiterem Dickenwachstum immer weiter von der inneren Schicht der Zellhaut entfernen. Dies ist nun in der Tat der Fall, und es folgt hieraus mit Notwendigkeit, daß die innersten Schichten immer die jüngsten sind und auch mit größter Wahrscheinlichkeit durch Apposition entstehen (l. c. p. 515). Dies konnte KLEBS auch noch auf anderem Wege zeigen. In Kongorot nehmen die Zellwände der Zygnemen lebhaft den Farbstoff auf und bleiben demungeachtet die Zellen in der Lösung (0,01—0,1-proz.) monatelang lebendig. Die betreffenden in Kongorot kultivierten *Zygnema*-Zellen bilden neue, intensiv rote Zellhautmassen, die oft nicht gleichmäßig rings an der ganzen Peripherie erzeugt werden und das Zellumen (resp. Plasma) mehr und mehr verkleinern.

Der scharfe Kontrast zwischen diesen neuen Schichten und der alten unveränderten Zellwand tritt besonders dann hervor, wenn man jene durch verdünnte Säuren oder Alkalien zum Quellen bringt. Es ergibt sich hieraus wohl mit Sicherheit der Schluß, daß diese neuen Zellwandschichten der alten aufgelagert sind. Zu gleichem Zwecke bediente sich später NOLL der Einlagerung von Berliner Blau (Turnbulls Blau) in die Membranen von gewissen Meeresalgen



Fig. 21. *Caulerpa prolifera.* Teil eines Querschnittes durch ein gefärbtes und dann weiter in die Dicke gewachsenes Rhizom. Dunkel: Cuticula. Hellblau: früher vorhandene Membranenschicht. Weiß: neue Verdickungsschichten. (Nach NOLL.)

(*Caulerpa*), deren Wachstum dadurch zunächst nicht gestört wurde. Es mußten dann offenbar die neugebildeten Membranen farblos sein und die etwa durch Intussusception gewachsenen eine entsprechend hellere Färbung zeigen (Fig. 21).

An Rhizoïden von *Chara foetida* läßt sich, wie E. ZACHARIAS (257, 258) gezeigt hat, die Entstehung der Wandverdickungen Schritt für Schritt am lebenden Objekt verfolgen. Derartige Verdickungen lassen sich stets hervorrufen, wenn man mit Rhizoïden besetzte Knoten aus den Pflanzen herausschneidet und nun auf den Objektträger weiter kultiviert. Bringt man wachsende Rhizoïden unmittelbar, nachdem der Knoten, der sie trägt, aus der Pflanze herausgeschnitten wurde, zur Beobachtung, so findet man im Plasma in unmittelbarer Nähe der Membran äußerst kleine wimmelnde Körnchen, welche rasch an Menge zunehmen, worauf bald an der Innengrenze der Membran ein Ansatz kleiner Körnchen (die Anlage der Wandverdickung) erscheint. Wenige Minuten, nachdem der Körnchenansatz aufgetreten ist, erkennt man im optischen Durchschnitt der Schlauchspitze an Stelle der Körnchen eine Schicht äußerst feiner Stäbchen, welche zur Membran senkrecht gestellt sind. Allmählich werden diese Stäbchen länger und dicker. Nach einiger Zeit gelingt es dann nicht mehr, in dem der primären Zellmembran zunächst gelegenen Teil der Verdickungsschicht gesonderte Stäbchen zu erkennen, während solche in dem unmittelbar dem Plasma angrenzenden Teil noch erhalten sind (ZACHARIAS, 258 Taf. 7, Fig. 5). Endlich verschwindet die Abgrenzung der Stäbchen auch an

der Innengrenze der Verdickung. Mit Kongorot färben sich die einzelnen Stäbchen wenigstens in den späteren Entwicklungsstadien intensiv rot. In Kupferoxydammoniak treten sie ungemein scharf hervor; mit Chlorzinkjod färben sie sich in einem gewissen Entwicklungsstadium blau.

Fassen wir diese Beobachtungen von Zacharias an *Chara* zusammen, so ergibt sich zunächst, „daß in bestimmten Fällen die Verdickung der Zellen eingeleitet wird dadurch, daß an der Innengrenze der vorhandenen Membran eine neue Membranschicht angelegt wird. Die Neubildung beginnt mit dem Auftreten kleiner Körnchen, aus diesen werden Stäbchen, die breiter und länger werden, um sich endlich zu einer zusammenhängenden Membranschicht zu vereinigen. Zwischen den Stäbchen erkennt man in gewissen Stadien Plasmafortsätze. Die Herkunft und chemische Beschaffenheit der zuerst auftretenden Körnchen festzustellen, ist nicht gelungen. Es bleibt unentschieden, ob dieselben in unmittelbarer Nachbarschaft der Membran aus dem Plasma entstehen oder etwa an anderen, von dem Orte ihrer Ablagerung mehr oder weniger entfernten Orten in der Zelle. Hinsichtlich der chemischen Beschaffenheit des Körnchenansatzes ist folgendes zu bemerken. Eine Färbung mit Millons Reagens fand auch in den früheren Stadien, in welchen eine Verdickungsschicht nach Anwendung dieses Reagens kenntlich war, nicht statt. Besteht eine solche schon aus kleinen Stäbchen, so erkennt man in manchen Fällen, daß die ganzen Stäbchen sich mit Chlorzinkjod blau färben. Zu einer bestimmten Zeit bestand also in manchen Fällen die Verdickungsschicht in ihrer ganzen Mächtigkeit aus Stäbchen, welche Cellulosereaktion zeigten“. Diese Stäbchen waren aus kleinen Körnchen hervorgegangen, deren chemische Natur sich nicht feststellen ließ; doch hält es Zacharias für sehr wahrscheinlich, daß auch sie wie die daraus hervorgehenden Stäbchen aus Cellulose bestanden.

Ich stehe nicht an, die mehrfach erwähnten Granula (Mikrosomen), mit welchen die Zellhautbildung, wie es scheint, stets beginnt, in dem gleichen Sinne als „Sekret“ aufzufassen, wie etwa die so verschiedenartigen, aber im Aussehen einander sehr ähnlichen „Granula“, welche als Vorstufe gewisser Sekretbestandteile in tierischen Drüsenzellen in so weiter Verbreitung auftreten.

Wandverdickungen, welche denen bei *Chara* gleichen, entstehen nach Zacharias (l. c.) auch an den Spitzen der Wurzelhaare von *Lepidium sativum*, wenn in feuchter Luft erzogene Keimlinge in Leitungswasser gebracht werden. Das Vorhandensein von Membranverdickungen an der Spitze lebender Wurzelhaare kann dann schon sehr bald erkannt werden. Fügt man dem Wasser Kongorot bei, so nimmt die Membran der Wurzelhaare, besonders an der Spitze, rasch eine deutliche Färbung an. Bringt man nunmehr durch Zusatz von Zuckerlösung das Plasma zur Kontraktion, so läßt sich das Vorhandensein einer tiefrot gefärbten Verdickungsschicht am Scheitel des Haares erkennen, die sich scharf gegen die Primärmembran abgrenzt, welche im optischen Durchschnitt farblos erscheint. Die Verdickungsschicht ist nicht homogen, zeigt aber auch keine so deutliche Stäbchenstruktur wie bei *Chara*.

Eine in der Anordnung kleinster Körnchen (Granula) im Plasma gewissermaßen vorgebildete Anordnung der sekundären Verdickungsschichten hatte schon Crüger (83) seinerzeit beobachtet, indem er fand, daß in den Zellen der Luftwurzelhülle der Orchideen und in den in Gefäße sich umwandelnden Zellen während der Zeit, wo die Bildung der leistenförmigen Verdickungen begonnen hat, in dem der Wand anliegenden Plasma eine Anordnung der Mikrosomen besteht, die den Verdickungsleisten vollkommen entspricht. Analoge Beobachtungen machte dann auch Dippel (51), und zwar lieferten ihm besonders die in der Entwicklung begriffenen Spiralzellen der Kapselwand und der Elateren verschiedener Lebermoose, sowie die Gefäße von Phanerogamen günstiges Beobachtungsmaterial.

Ein sehr geeignetes Objekt für Demonstration der Beziehungen, welche zwischen den Mikrosomen und der Erzeugung membranbildender Stoffe bestehen, liefern nach STRASBURGER (233) auch die Tracheïden der Kiefer. Ihr plasmatischer Wandbelag zeigt nämlich die Mikrosomen in aufsteigenden Schraubenlinien angeordnet, ganz übereinstimmend mit dem Verlauf der spiralen Streifung, welche die fertige Zellhaut bietet. STRASBURGER konnte in der Hauptsache die Angaben DIPPELs bestätigen, nur fand er die Mikrosomenstreifen nicht mit den Verdickungsbändern der Wand zusammenfallend, sondern zwischen denselben gelegen. Er erklärt dies durch die Annahme, daß an dem Orte der Wandverdickung ein besonders starker Verbrauch der Mikrosomen erfolge. In gewissen Fällen kommt es zur Entstehung von Cellulose oder ähnlichen Zellhautstoffen auch im Innern von Plasmamassen, so vor allem bei der Anlage der Cellulosebalken bei den Caulerpen. Nach JANSE (98) verlaufen in den jüngsten Teilen der Rhizoïde, die nur erst vereinzelte Balken aufweisen, hyaline Stränge von Plasma, welche die Anlage eines neuen Balkens in Gestalt einer feinen Linie einschließen. Wiederholt gelang es JANSE, n den Plasmaströmen freie Balkenanlagen nachzuweisen, d. h. solche, die, in einem Teil des Stromes angelegt, noch nicht bis zur Zellwand reichten. Auch STRASBURGER (l. c.) konstatierte, daß die Anlage des neuen Balkens an beliebigen Stellen im Verlaufe des Plasmastranges beginnen kann. Bisweilen waren getrennte Stücke der Anlage an verschiedenen Stellen nachzuweisen.

Die letzterwähnten Beobachtungen scheinen auf den ersten Blick sehr dafür zu sprechen, daß die Cellulose sich tatsächlich auch durch direkte Umwandlung von Plasmasubstanz bilden kann, so daß man wenigstens in solchen Fällen nicht das Recht hätte, von einem „geformten Sekrete“ zu sprechen. Es muß aber hervorgehoben werden, daß, wie auch TISCHLER (235, 236) richtig bemerkt, ein so scharfer Unterschied zwischen Umwandlung und Ausscheidung tatsächlich gar nicht besteht. Von einer „Umwandlung“ von Plasma in Cellulose kann im strengen Wortsinn überhaupt nicht gesprochen werden, sondern höchstens nur von einer „Abspaltung“. Ob dabei die gebildete Cellulose an Ort und Stelle bleibt oder in sichtbarer Weise nach außen tritt, kann nicht als prinzipieller Unterschied gelten, so wenig wie man etwa ein flüssiges Sekret, welches intraplasmatisch in Form von Tröpfchen ausgeschieden wird, aus diesem Grunde nicht als Sekret bezeichnen würde. Ich stehe daher nicht an, auch dann von Sekretion (Abscheidung) von Cellulose zu sprechen, wenn dieselbe sozusagen intramolekular erfolgt und in ihrer räumlichen Anordnung durch die plasmatische Grundlage bestimmt wird. Wir werden später bei tierischen Skelettbildungen eine Menge ähnlicher Fälle kennen lernen.

b) Das Flächenwachstum (Längenwachstum) der Membranen.

Sehr viel komplizierteren Verhältnissen als bei dem Dickenwachstum begegnen wir bei dem Flächenwachstum der Membranen.

Auf NAEGELI aufbauend, hat SACHS eine Theorie des Längenwachstums geschaffen, welche lange Zeit die allein herrschende war und im wesentlichen darauf hinausläuft, das Flächenwachstum der Zellhaut zu erklären unter Voraussetzung einer „Intussusception“. Nach SACHS ist der Turgor der Zelle, wenn auch nicht die einzige,

so doch eine der wesentlichsten Wachstumsursachen. Die durch den osmotischen Druck des Zellsaftes gedehnte elastische Zellhaut gleicht durch Einlagerung neuer fester Celluloseteilchen die Spannung aus, infolgedessen eine Erhöhung des Druckes und eine neue Dehnung, damit eine erneute Spannungsausgleichung usw. Besonders hat dann de Vries (242—244) die Theorie von Sachs weiter ausgebaut und den allgemeinen Satz ausgesprochen: „das Längenwachstum beruht auf einer stetigen Produktion osmotisch wirksamer Stoffe im Safte der Zellen“. de Vries hat an verschiedenen Blütenstielen Versuche angestellt, aus denen hervorgeht, daß bei diesen das Wachstumsmaximum mit dem Maximum der durch den Turgor ausgeübten Dehnung nahezu zusammenfällt, die in einfacher Weise durch die bei der Plasmolyse eintretende Verkürzung gemessen werden kann.

Auch Wortmann (256) hält das Flächenwachstum der Zellmembranen nur für eine Folge des Turgors. Er meint, „daß durch kontinuierliche Membranbildung von seiten des Protoplasma die vorhandene Zellwand fortdauernd an Dicke zunimmt und daß es ganz von der Größe der wirkenden Turgorkraft abhängt, ob und in welchem Maße eine Dehnung und damit ein Flächenwachstum der Membran stattfindet“. Das Flächenwachstum würde demnach nichts anderes darstellen, als ein einfaches plastisches Ausdehnen der Membran unter dem Einfluß des Turgordruckes. Ist dieser groß genug, um eine Dehnung der Membran zu bewirken, so erfolgt Flächenwachstum, ist er zu gering oder wird durch stärkere Membranbildung (Apposition) die Dehnbarkeit bei gleichbleibendem Turgordruck genügend herabgesetzt, so wird das Flächenwachstum sistiert, in demselben Maße aber tritt nun die Verdickung der Membran in die Erscheinung.

Gegen diese durch ihre Einfachheit bestechende Turgortheorie des Flächenwachstums sind von verschiedenen Forschern gewichtige Einwände erhoben worden.

Obschon kaum geleugnet werden kann, daß bei wachsenden Zellen durch osmotische Kräfte eine Dehnung der Membran bewirkt werden kann, so erscheint doch andererseits die Annahme einer so hohen Dehnbarkeit der jungen Zellhaut, wie sie bei völliger Identifizierung von Flächenwachstum und passiver Dehnung notwendig vorausgesetzt werden müßte, nicht ohne Bedenken. Die Membranen müßten doch sicher in vielen Fällen um das Vielfache ihrer ursprünglichen Länge gedehnt werden. Das ist aber selbst bei den weniger festen Membranen, wie z. B. denen der Kollenchymzellen, unmöglich. Daß auch durch andauernde Dehnung über die Elastizitätsgrenze hinaus eine solche Ausdehnung nicht bewirkt werden kann, geht aus Versuchen von Ambronn hervor, bei welchen Kollenchymstreifen 2—3 Tage lang stark belastet wurden, ohne sich stärker zu verlängern als bei nur kurzdauernder Belastung. Wenn nun auch in einzelnen Fällen (Syphonen nach Noll) eine auffallend hohe Dehnbarkeit konstatiert wurde, so ist doch auf der anderen Seite bemerkenswert, daß eine Verkürzung wachsender Zellen bei Plasmolyse, wenn überhaupt, nur wenig hervortritt, selbst wenn die Membranen sehr dünn und zart sind. Es wurde auch hervorgehoben, daß die Zellwände niemals bis zur Elastizitätsgrenze gespannt sind, um durch den Turgordruck plastisch gedehnt werden zu können. Nach Pfeffer (173) tritt bei

Pilzen sogar vorübergehend Stillstand des Wachstums ein, wenn die Turgorspannung durch Uebertragen aus konzentrierterer in verdünntere Lösung plötzlich um 10—15 Atmosphären gesteigert wird. Flächenwachstum durch plastische Dehnung kommt tatsächlich bei *Oedogonium* und nach LEPESCHKIN (125) bei *Spirogyra* vor, deren Zellwände normal stets beinahe bis zur Elastizitätsgrenze gedehnt sein sollen. In der großen Mehrzahl der Fälle dürfte aber Intussusception bei dem Flächenwachstum im Spiele sein, wenn auch (vielleicht häufig) mit einem regulatorisch gelenkten plastischen Dehnen kombiniert. „Unter allen Umständen ist aber zur Realisierung des Wachsens das richtige Zusammenwirken verschiedener energetischer, vorbereitender und auslösender Faktoren notwendig“ (PFEFFER, 173).

Von besonderem Interesse sind jene Fälle, wo Flächenwachstum der Membran anscheinend ohne jede Dehnung stattfindet. In dieser Beziehung verdienen zunächst die Pollenschläuche Beachtung, indem dieselben nach STRASBURGER (232) auch dann ein intensives Spitzenwachstum zeigen, wenn die älteren Teile, speziell das Pollenkorn selbst, bereits kollabiert sind. Es ist höchst unwahrscheinlich, daß hier, wie STRASBURGER meint, das Flächenwachstum ebenfalls als Dehnung aufzufassen ist, indem es durch die treibende Kraft des vorwärtsströmenden Plasmas bewirkt werde. Ebenso wird das lokalisierte Flächenwachstum, wie man es so häufig findet (Sprossung der Hefezellen, sternförmige Markzellen von *Iuncus*, viele gewellte Epidermiszellen), nicht sowohl passiv durch Dehnung, sondern durch ein aktives Membranwachstum hervorgebracht. Eine Zunahme des osmotischen Druckes im Zellsaft kann nicht die Ursache davon sein, da durch dieselbe nur eine gleichmäßige Volumvergrößerung, aber keine Formänderung herbeigeführt würde. Es müssen ganz spezifische, an besonderen Stellen lokalisierte Prozesse im Plasmakörper der Zelle sein, durch welche die Membran zu lokalem Auswachsen veranlaßt oder angeregt wird. So muß man wohl auch KLEBS beistimmen, wenn er meint, daß die wahren Wachstumsursachen dem Wesen nach dieselben sind, ob es sich um das Wachstum einer mit Cellulosehaut umgebenen Pflanzenzelle oder um das eines Myxomycetenplasmodiums oder einer Amöbe handelt. Verlegt man aber diese Ursachen in das lebende Plasma, so heißt dies allerdings vorläufig nichts anderes, als daß wir über dieselben nichts wissen. Für eine Wachstumstheorie sind noch nicht die ersten Anfänge vorhanden, und es erscheint vor allem nötig, zu versuchen, auf experimentellem Wege den Fragen näher zu treten.

In dieser Richtung liegen Untersuchungen von KLEBS (l. c.), ZACHARIAS (257, 258), WORTMANN (256), REINHARDT (185, 186) u. a. vor. Es wurde erstrebt, zunächst durch Plasmolyse die Verbindung zwischen Plasma und Membran in lebhaft wachsenden Zellen möglichst schnell zu unterbrechen, ohne Schädigung der beiden in Frage kommenden Teile, und darauf wieder möglichst schnell durch Rückgang der Plasmolyse ihre Vereinigung zu ermöglichen. Da es vor allem darauf ankam, zu beobachten, welchen Einfluß diese vorübergehende Trennung auf die Wiederaufnahme und den Fortgang des Membranwachstums ausübt, so wurden nur solche Zellen ausgewählt, die sich bis zum Eintritt der Plasmolyse in lebhaftem Wachstum befanden und darin sozusagen von der Plasmolyse überrascht wurden. Es wurden immer möglichst unschädliche Lösungen (besonders Rohrzucker) verwendet in einer Konzentration, die gerade noch ein Abheben des Plasmaschlauches bewirkte. Schon

de Vries (l. c.) hatte ähnliche Versuche an abgeschnittenen Blütenstielen von *Thrincia hispida*, sowie an Blattstielen (*Tropaeolum*) angestellt und hielt auf Grund derselben die Plasmolyse für völlig unschädlich für die Zellen, da er sah, daß in hochkonzentrierten Lösungen plasmolysierte Pflanzenteile nach dem Auswaschen weiterwuchsen. Die von Reinhardt verwendeten Wurzeln von *Vicia Faba, Phaseolus, Lepidium* verhielten sich anders: War die Entwicklung der Zellen so weit fortgeschritten, daß sich infolge der Plasmolyse der Plasmaschlauch von der Membran abhob, so trat immer Stillstand im Wachstum ein, der auch nach dem Auswaschen anhielt und nach einigen Tagen ein Absterben der betreffenden Pflanzenteile zur Folge hatte. Ohne Schaden scheint nur das jüngste embryonale Gewebe für längere Zeit die Einwirkung hochkonzentrierter (65-proz. Zucker-) Lösungen zu ertragen, ob aber hier wirklich Plasmolyse stattfindet, konnte Reinhardt nicht sicher feststellen. Dagegen ist die Plasmolyse wirklich unschädlich für ruhende, nicht wachsende Zellen.

Auch die während des Wachstums plasmolysierten Epidermiszellen der Wurzeln von *Lepidium* nahmen, obschon die Plasmolyse sofort nach beobachtetem Eintritt sorgfältig rückgängig gemacht wurde, niemals das Wachstum wieder auf und bildeten dementsprechend auch keine Wurzelhaare. Ebensowenig setzten diese letzteren selbst das Spitzenwachstum fort, wenn sie vorübergehend plasmolysiert wurden, und nur solche Haare bildeten eine Ausnahme, welche von der Plasmolyse nicht direkt beim Wachstum überrascht wurden. Ganz ähnlich verhielt sich auch *Vaucheria*. Das Spitzenwachstum ist hier nicht so ausgiebig wie das der Wurzelhaare, immer aber doch so, daß es eine beträchtliche Dehnbarkeit der jungen Zellhaut voraussetzen ließe. Wie aber aus Reinhardts Versuchen hervorgeht, ist die Dehnbarkeit der jungen Membran so gering, daß sie mit unseren heutigen Hilfsmitteln nicht einmal meßbar ist.

Ueberblickt man alles das, was über das Flächenwachstum der Zellmembran gesagt wurde, so erkennt man sofort die großen Schwierigkeiten, welche sich einer einheitlichen Auffassung gerade hier entgegenstellen. Doch läuft, wie es scheint, alles darauf hinaus, daß, wie sich Reinhardt (l. c.) ausdrückt, „beim Wachstum der Membran eine Wechselwirkung zwischen junger Membran und Protoplasma stattfindet, bei welcher die Kräfte zum Teil in der Membran liegen müssen, aber erst durch die Mitwirkung des lebenden Plasmas ausgelöst werden können". Handelte es sich um einfache Apposition oder Intussusception, d. h. würden die Cellulosemicellen nur an- oder eingelagert, so wären die Störungen, welche eine vorübergehende Plasmolyse hervorruft, nicht verständlich. Denkt man sich aber die Beziehungen zwischen Membran und Protoplasten etwa durch zarte Plasmafortsätze vermittelt, so ließe sich schon eher denken, daß, wenn durch den Eingriff der Plasmolyse dies zarte Band zerrissen ist, eine Verbindung nicht wiederhergestellt wird, und die Folge muß eine Störung des Wachstums sein, unter Umständen sogar der Tod der Zelle. Auch Strasburger (l. c.) betont, „daß das Protoplasma die Plastizität schon vorhandener Membranen nachträglich beeinflussen und das besondere Verhalten bestimmter Stellen einer Membran bestimmen kann".

In dieser Beziehung sind auch die Beobachtungen von großem Interesse, welche Reinhardt (l. c.) über das Wachstum der Pilzhyphen und speziell über die verschiedenen Formen des Hemmens und Erlöschens des Wachstums an der Spitze

von solchen mitteilte. Lebhaft wachsende Hyphen stellen ihr Wachstum zuerst an dem Orte ausgiebigster Membranbildung, d. h. an der äußersten Spitze ein, während das Wachstum an etwas rückwärts gelegenen Teilen, wo es nicht so lebhaft war, noch andauert, denn hier ist die Wechselwirkung zwischen Membran und Plasma nicht so groß, daher ist auch die Menge des in der Membran befindlichen Plasmas an Masse geringer, dem durch die Störung ausgeübten Reize in geringerem Grade zugänglich, so daß die Reaktion darauf auch später und in zunehmendem Maße eintritt. Der Erfolg ist, daß die Spitze zunächst sich abrundet, dann zur Kugel auswächst und sich schließlich abplattet, indem das Wachstum in den rückwärts liegenden Teilen noch anhält, weil der Reiz zu gering war, um auch sie zu beeinflussen, ja daß die Seiten den ruhenden Mittelpunkt, die ehemalige Spitze, sogar ringwallartig überwachsen können. Das weitere Wachstum nimmt dann im Ringwall selbst seinen Fortgang, nicht trichterartig, sondern in Form einer Polytomie, indem aus dem Ringwall mehrere Hyphen hervorwachsen (Fig. 22).

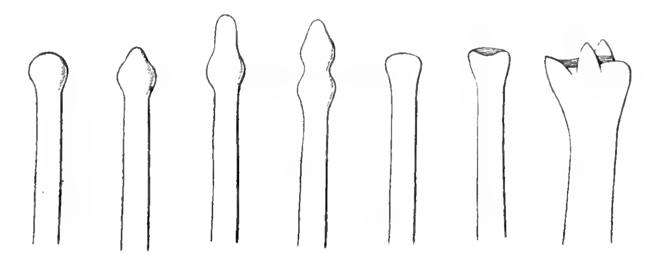


Fig. 22. Störungen des Spitzenwachstums von Pilzhyphen durch Reize. (Nach REINHARDT.)

Nimmt man daher eine Wechselbeziehung zwischen Membran und Plasma an, so mag ja dem Plasma wohl der Hauptteil zufallen; es allein empfängt den Reiz und reagiert darauf, es ist das die Form und die Richtung des Wachsens Bestimmende, aber auch in der Membran sind Kräfte tätig, die vielleicht in der Art spielen, wie es NAEGELI in seiner Theorie des Intussusceptionswachstums entwickelt hat und die uns zwingen die junge Membran als lebendig anzusehen. Bei jeder anderen Deutung des Membranwachstums stoßen wir hier oder dort auf Widersprüche.

3. Einfluß des Zellkerns auf Membranbildung und Membranwachstum.

Wenn bisher immer nur von einer Wechselbeziehung zwischen Plasma und Membran gesprochen und diese als Produkt von jenem aufgefaßt wurde, so wird man doch nicht vergessen dürfen, daß das Plasma wieder bei allen seinen Leistungen auf den beständigen Wechselverkehr mit dem Zellkern oder allgemeiner mit der Kernsubstanz angewiesen erscheint. Man wird daher sofort die Frage aufwerfen müssen, ob und welchen Einfluß der oder die Kerne auf den Vorgang der Membranbildung resp. deren Wachstum besitzen. Wie früher in dem Kapitel über den Zellkern bereits erwähnt wurde, war es zuerst SCHMITZ, der beobachtete, daß diejenigen herausgedrückten Plasmaballen von *Valonia* und *Siphonocladus*, welche eine Zellhaut gebildet hatten, mindestens einen Kern besaßen, während die kern-

losen Stücke stets zugrunde gingen. Zu analogen Resultaten gelangte später auch Klebs (103, 104) bei plasmolytischen Versuchen an Algen und Mosen (*Zygnema, Spirogyra, Oedogonium, Funaria hygrometr.*). Durch Behandlung mit 16—25-proz. Rohrzuckerlösung gelang es häufig, eine Kontraktion des Plasmakörpers in zwei Hälften zu erzielen, wovon nur die eine den Kern enthielt, die andere dagegen kernlos war. Es ergab sich stets, daß nur die kernhaltigen Teilstücke imstande waren, sich mit einer neuen Zellhaut zu umkleiden, in die Länge zu wachsen und überhaupt die ganze Zelle vollständig zu regenerieren. Die Abhängigkeit der Zellhautbildung von dem Vorhandensein des Zellkerns ging auch sehr klar aus jenen Fällen hervor, in denen der Protoplast sich nicht vollständig in zwei Hälften trennte, diese vielmehr durch ein ganz schmales kurzes Verbindungsstück im Zusammenhang blieben. Sowie dasselbe vorhanden war, bildete sich um die kernlose Hälfte genau ebenso eine Zellhaut, wie um die kernhaltige, und beide wurden an dem Isthmus durch Zellhaut verbunden (Fig. 20). Die gegenteiligen Resultate, welche Palla (167, 168) bei seinen Versuchen erhielt, aus welchen er auf Nachwirkungen einer die Zellhautbildung bedingenden Tätigkeit des Zellkerns schließen zu können glaubte, haben sich in der Folge als irrtümlich erwiesen, weil er die plasmatischen Verbindungsfäden übersah, die es, wie sich aus den Studien Townsends (237) ergab, ermöglichen, daß Cytoplasmamassen durch kernhaltige Protoplaste zur Hautbildung angeregt werden. Durch solche fadenförmig ausgezogene Plasmamasse bleiben in der Regel die Teilstücke verbunden, in welche der Protoplast einer langgestreckten Zelle bei der Plasmolyse zu zerfallen pflegt, und ebenso bleiben solche Fäden zwischen Zellwand und Protoplast ausgespannt, solange die Zelle lebend bleibt. Dabei können sie aber so fein sein, daß sie ohne besondere kritische Prüfung der Beobachtung entgehen. Da nun faktisch auch die feinsten Verbindungsfäden den die Hautbildung veranlassenden Reiz übermitteln, so mußte für eine unbedingt sichere Separation der kernfreien Cytoplasmastücke gesorgt werden. In keinem der zahlreichen Versuche kam nun um eine wirklich isolierte Cytoplasmamasse eine Zellhaut zustande, und wo eine solche auftrat, konnte immer ein Verbindungsfaden nachgewiesen werden, durch den also eine Reizwirkung unter Umständen auf weitere Strecken fortgepflanzt wurde. Bei den Versuchen von Townsend war im höchsten Falle die isolierte Plasmaportion 3,7 mm von dem Nucleus entfernt, der indes gewiß auch noch auf größere Strecken durch die Plasmafäden hindurch den zellhautbildenden Reiz auszuüben vermag. Diese zur Hautbildung führende Reizwirkung wird nur durch lebende Kontinuität, nicht aber durch innige Berührung vermittelt. Denn wenn die aus der Wandung hervorgetretenen Plasmaportionen sich berührten, so brachte es doch immer nur der kernhaltige Teil zu einer Zellwand. Gleichwohl wird man, wie Pfeffer (175) richtig bemerkt, die Zellhautbildung keineswegs ganz dem Zellkern zuschieben dürfen. „Denn wir wissen schlechterdings nicht, in welcher Weise zur Erreichung des besagten Zieles Cytoplasma und Zellkern zusammenwirken, der, soviel bekannt, weder innerhalb des Protoplasten, noch im isolierten Zustande Zellhaut formiert. Ueberhaupt kann aus

der Notwendigkeit und der Gesamtheit unserer Erfahrungen durchaus nicht gefolgert werden, daß gerade der für sich ebenfalls nicht lebensfähige Nucleus der befehlende und bestimmende Herrscher, das Cytoplasma aber nur das gehorchende und dienende Glied ist. Vielmehr besteht offenbar im Protoplasten, analog wie in höchstentwickelten Organismen, eine auf Arbeitsteilung und gegenseitige Unterstützung basierte Genossenschaft, und dementsprechend wird je nach den ins Auge gefaßten Spezialfunktionen bald die Tätigkeit und die Bedeutung des Zellkerns, bald die des Cytoplasmas in den Vordergrund treten.“ (W. Pfeffer.)

Wie immer man sich auch den Einfluß des Kerns auf das Plasma vorstellen mag, so kann es doch unter keinen Umständen gleichgültig sein, welche Lage der Zellkern in einer sich entwickelnden Zelle einnimmt. Am deutlichsten wird dies dann zur Geltung kommen, wenn in einer räumlich mehr ausgedehnten Zelle einseitige, auf eine bestimmte Partie derselben beschränkte Wachstumsvorgänge sich abspielen, wenn es sich z. B. um ein lokales Flächen- oder Dickenwachstum der Zellmembran handelt. In solchen Fällen wird man unter obiger Voraussetzung den Zellkern wohl immer in der Nähe jener Stelle suchen müssen, wo spezifische Wachstumsvorgänge einzuleiten sind. Dies hat sich in der Tat als durchgreifende Regel herausgestellt. Aus der Fülle von Beispielen, welche Haberlandt (79, 81) beibringt, seien nur einige kurz erläutert. So liegen in einseitig verdickten Epidermiszellen die Kerne stets in unmittelbarster Nähe der Vorderschichten und zwar an der freien Außenfläche oder umgekehrt an der gegenüberliegenden Wand der Zelle, je nachdem diese oder jene verdickt sind, während vor der Anlage der Verdickungsschichten der Kern in der Mitte der Zelle liegt (Fig. 23). Sehr wichtig ist das Verhalten des Kerns in den Wurzelhaaren. Bekanntlich beruht das Wachstum derselben auf Spitzenwachstum. Der Zellkern des Haares muß demnach, wenn zwischen Wachstum und Kernlagerung eine Beziehung besteht, solange das Haar noch wächst, in der Spitze derselben verweilen, was in der Tat stets der Fall ist. Aber schon die Anlegung des Wurzelhaares erfolgt in vielen Fällen durch Ausstülpung gerade der über dem Zellkern gelegenen Partie der Außenwand, also in nächster Nähe des Kerns, so bei *Pisum*, *Phaseolus*, *Cucurbita* etc. (Fig. 23). Beim folgenden Wachstum des Haares rückt dann der Kern in dasselbe hinein bis in die nächste Nähe der Spitze. Von großem Interesse sind in dieser Hinsicht verzweigte doch gleichfalls einzellige Wurzelhaare, wie solche z. B. bei *Brassica oleracea* vorkommen. Hier erscheint dann stets der Ast im Längenwachstum bevorzugt, welcher zufällig den Kern beherbergt, während die Seitenäste in Bälde zu wachsen aufhören; wenn aber der Kern in einen Seitenast übertritt, so zeigt nunmehr dieser ein bevorzugtes Längenwachstum, während der Hauptast sein Wachstum einstellt.

So würde nicht nur das allmähliche Absterben kernloser Plasmamassen darauf zurückzuführen sein, daß mit dem Kern gewisse Stoffwechselvorgänge ausfallen, gewisse Stoffe nicht mehr verbraucht, gewisse andere nicht mehr gebildet werden, sondern ebenso auch das Entstehen und Wachsen der Zellhaut unter dem Einfluß des Kernes, indem offenbar nur dann jene im einzelnen uns gänzlich unbekannten

chemischen Prozesse sich vollziehen können, wenn der Kern vorhanden ist. Gegenüber den angeführten Erfahrungen scheint mir die von Palla (167, 168) auch neuerdings wieder behauptete Hautbildung bei kernlosen Plasmamassen nicht hinreichend sichergestellt oder wenigstens nicht eindeutig.

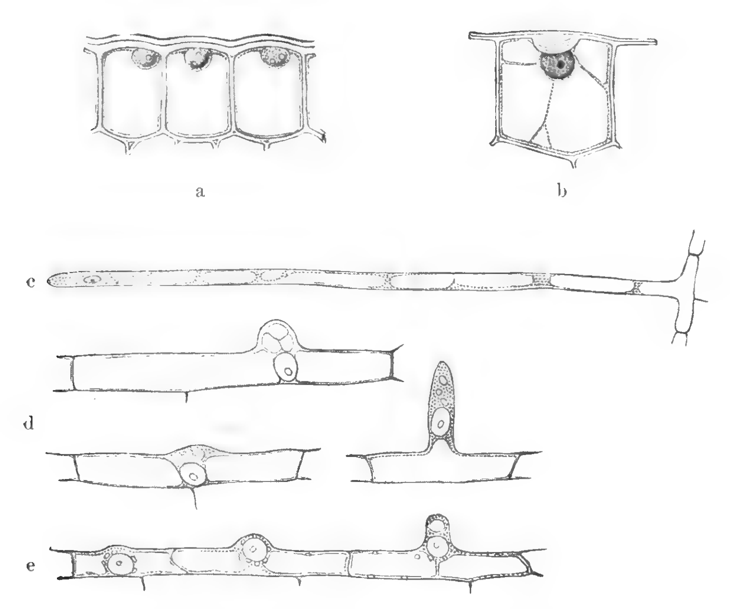


Fig. 23. a Epidermiszellen eines Blattes von *Cypripedium insigne*. Der Kern liegt an der freien stark verdickten (kutikularisierten) Fläche der Zellwand. b Epidermiszelle eines Blattes von *Aloë verrucosa*. An der oberen Zellwand bildet sich ein Wulst. Der Kern liegt diesem Wulst an. c Wurzelhaar von *Cannabis sativa*. Der Kern liegt in der Spitze des Haares, wo das Wachstum stattfindet. d 3 Zellen aus der Wurzel von *Cucurbita pepo*. An jeder Zelle beginnt sich ein Wurzelhaar zu bilden; der Kern liegt der Stelle an, wo das Wurzelhaar sich ausstülpt. e Zellenreihe aus der Wurzel von *Pisum*; an 3 Stellen ist die Bildung eines Wurzelhaares im Gange; der Kern liegt diesen Stellen an. (Nach Haberlandt.)

4. Zentrifugales Dickenwachstum.

Wenn wir die Cellulosehülle der Pflanzenzellen im ganzen als ein Produkt (geformtes Sekret) des Protoplasmakörpers auffassen müssen, wobei mit zunehmendem Dickenwachstum in zentripetaler Richtung Verdickungsschichten abgelagert werden, so wird es bei weitem schwieriger, das Zustandekommen zentrifugaler Wandverdickungen zu verstehen, d. h. Auflagerungen auf der äußeren vom Plasmakörper abgewendeten Seite der betreffenden Zellen. Dieselben sind naturgemäß beschränkt auf die freie Oberfläche und erreichen in manchen Fällen ganz außerordentliche Dimensionen. Kleine vorspringende Höcker finden sich auf der Außenseite der Zellhaut vieler Haare; in besonders mannigfaltiger Ausbildung treten aber solche zentrifugalen Wandverdickungen an den Membranen der Sporen und Pollenkörner auf, an deren Oberfläche Stacheln, Warzen, Leisten, Netze oder Bänder von oft sehr komplizierter innerer Struktur einen erstaunlichen Reichtum von Reliefskulpturen bedingen.

Noch weit übertroffen werden aber diese Bildungen von den ebenfalls zentrifugal verdickten Hüllen (Gehäusen) der Dinoflagellaten.

a) Exine der Pollenkörner.

Das zentrifugale Dickenwachstum galt längere Zeit für eine Hauptstütze der Intussusceptionstheorie, nicht etwa, weil diese alle Erscheinungen jener Wachstumsform in besonders befriedigender Weise zu erklären vermag, sondern weil es sich mit der Appositionslehre gar nicht zu vertragen schien. Den ersten Versuch, dieser letzteren auch im vorliegenden Falle Geltung zu verschaffen, machte STRASBURGER (232), indem er sich nachzuweisen bemühte, daß die Stacheln und Höcker gewisser Pollenkörner nicht vom Plasma der betreffenden Zellen selbst gebildet werden, welches nur die innerste Haut (Intine) erzeuge, während die die zentrifugalen Wandverdickungen tragende Außenhaut (Exine) durch Anlagerung von Substanz aus den die Pollenzellen umhüllenden „Tapetenzellen“ an die glatte primäre Zellwand gebildet würde. Auch für die Sporen von *Lycopodium*, *Osmunda*, *Equisetum*, *Salvinia* nahm er eine gleiche Bildungsweise an. Später (233) hat er seine Ansicht wesentlich geändert und ist der Meinung, „daß das Wachstum und die Ausgestaltung der Exine des *Knautia*- und *Althaea*-Pollens ohne Substanzeinlagerung nicht vorstellbar ist“. Für die Ausgestaltung von Stacheln, Höckern etc. an Haargebilden vertritt auch CORRENS (41, 46) den gleichen Standpunkt. „Es sei“, sagt er, „gar nicht zu verstehen, warum sie nicht bei stärkerer lokaler Ernährung vom Plasma aus, das der auswachsenden Stelle anliegt, durch molekulares Intussusceptionswachstum zustande kommen können. Etwas anderes wäre es freilich, wenn wir z. B. scharf bestimmte Höcker auf Lamellen auftreten sehen würden, die, aus dem Kontakt mit dem Plasma gerückt, weiter wachsen“ Wenn nun ein solches Intussusceptionswachstum auch vielleicht für die Erklärung des Zustandekommens kleiner rundlicher Höcker an der Außenfläche dünnwandiger Haarzellen für ausreichend gelten könnte, so erscheint es doch, wie STRASBURGER bemerkt, kaum genügend für die spezifischen Bildungen an der Oberfläche von Pollenkörnern. „Es ließe sich zwar annehmen, daß die leblosen Substanzteilchen den Weg durch die bereits stark verdickte, aus verschiedenen Schichten bestehende Exine einschlagen, um bis in die Stachelanlagen zu gelangen und zu ihrer Größenzunahme beizutragen, doch wie sollte ein solcher Vorgang es veranlassen können, daß an dem einen Pollen spitze Stacheln von charakteristischer Gestalt und Größe, an dem anderen kegelförmige Gebilde, an noch anderen kunstvolle Kämme und Leisten von spezifischer Ausbildung entstehen? Man müßte denn zu bestimmten an Kristallisationsvorgänge anschließenden Prozessen seine Zuflucht nehmen.“ STRASBURGER ist daher mehr geneigt, „eine direkte formative Beteiligung des lebenden Cytoplasmas an dem Gestaltungsvorgang“ anzunehmen.

Was lehrt nun die mikroskopische Untersuchung in Entwicklung begriffener Pollenkörner? Zarte Durchschnitte reifer Pollenkörner von *Knautia* zeigen die Exine aus einer äußeren und einer inneren homogenen Schicht bestehend, zwischen welchen eine dritte „wie aus Stäbchen aufgebaute“ Schicht gelegen ist (Fig. 24d, e). Unter der Exine

erkennt man die zarte Intine, die an den 3 Austrittsstellen verdickt ist. An diesen Stellen bildet die Exine einen kreisförmigen Deckel mit aufgesetzten keulenförmigen Fortsätzen. Es ist nun sehr bemerkenswert, daß jene Stäbchenschicht nicht von vornherein vorhanden ist, sondern sich erst später bildet. Die junge Exine erscheint zunächst ganz homogen und glatt begrenzt, dann bildet sich eine helle Linie in der Mitte, die spätere Stäbchenschicht (b, c). „Das ganze fernere Flächen- und Dickenwachstum der Exine beruht nun auf dem Flächen- und Dickenwachstum der drei in jener jungen Zellhaut bereits angelegten Membranlamellen.“ In welchem Maße dies statthat, lehrt ein Blick auf Fig. 24 e, wo ein junges Pollenkorn in den Durchschnitt eines alten eingezeichnet ist. Man wird Strasburger beipflichten müssen, wenn





Fig. 24. *Knautia magnifica*. a Teil der Exine eines ganz jungen Pollenkornes ohne sichtbare Schichtung mit linsenförmiger Austrittsstelle. b Erste Andeutung der Schichtung. c Späteres Stadium. d Noch späteres Stadium bereits mit Intine. e Schnitt durch ein fertiges Pollenkorn bei + ein ganz junges Korn im Stadium von (b) eingezeichnet. (Nach Strasburger.)

er es für sicher erwiesen hält, daß in diesem Falle „das Wachstum aller drei Schichten durch Intussusception erfolgt“. Eine andere Deutung scheint wenigstens für die beiden äußeren Schichten kaum möglich. Die erste Anlage der Stacheln an der Oberfläche der Exine beginnt zu einer Zeit, wo die Tapetenzellen noch nicht zwischen den Pollenkörnern eingewandert sind, so daß ihre Beteiligung an jener Stachelbildung ausgeschlossen erscheint. Gleichzeitig bilden sich auch die keulenförmigen Fortsetzungen über den Austrittsstellen. Aehnlich gestaltet sich auch die Pollenentwicklung bei *Althaea*, doch bleiben hier die drei angelegten Schichten der Exine bei ausgiebigem Flächenwachstum verhältnismäßig dünn, erhalten aber später eine sehr mächtige Verstärkung durch eine vom Protoplasten nach innen abgelagerte Verdickungsschicht. Wieder sieht man die Stacheln bis zu beträchtlicher Größe heranwachsen, ehe die Tapetenzellen zwischen die Pollenkörner einwandern.

Es ist sehr lehrreich, die Vorgänge bei der Bildung der Pollenhaut mit denen zu vergleichen, welche sich bei der Entstehung und dem Wachsen gewisser tierischer Skelettbildungen vollziehen, denn man sieht sich im einen wie im anderen Falle vor ganz dieselben Fragen gestellt. Die Entstehung der Molluskenschalen, mancher Chitingebilde und bindegewebiger Membranen seien hier als Beispiele nur flüchtig erwähnt. Wie in der Exine des jungen Pollenkornes unter gleichzeitigem Dicken- und Flächenwachstum sich anscheinend ohne Beteiligung des Protoplasmakörpers innere Differenzen und eine äußere Skulptur entwickeln, so sehen wir das gleiche auch bei Molluskenschalen und den Chordascheiden. Hier wie dort sind es dieselben schon von Strasburger hervorgehobenen drei Möglichkeiten, unter welchen wir eventuell eine Deutung der beobachteten Erscheinungen versuchen könnten.

„Entweder ist das Plasmaprodukt (der Membranstoff) selbst lebendig und daher befähigt, nach erblich fixierten, in ihm selbst sich auslösenden Vorgängen eine Gestaltung zu vollziehen, oder dieser Membranstoff ist leblos, und seine Ausgestaltung vollzieht sich nach rein physikalischen Gesetzen, die eine ererbte Organisation nicht verlangen und mit einem Kristallisationsvorgang etwa zu vergleichen wären, der auch außerhalb des Organismus unter denselben Bedingungen sich in gleicher Weise vollziehen würde — oder endlich der Membranstoff selbst ist tot, doch die in Entwicklung begriffene Zellhaut (resp. skeletogene Schicht) von lebender Substanz durchsetzt.“ (Strasburger.)

Es liegt nahe, an die Auffassung Wiesners (249) zu denken, der zufolge die pflanzliche Zellhaut aus kleinen organisierten Gebilden (Dermatosomen) bestehen sollte, die, solange das Wachstum währt, durch zarte Plasmabrücken miteinander verbunden wären. Die Gründe, welche gegen diese Ansicht sprechen, wurden schon früher besprochen. Auch Strasburger erklärte sich dagegen, tritt aber doch für die Annahme ein „daß in Membranen, welche weiter formative Veränderungen erfahren, Cytoplasma einwandere“. Sicher entschieden ist die Sache keinesfalls, und wir stehen nach wie vor einem ungelösten Rätsel gegenüber, welches übrigens auch dann bestehen bliebe, wenn man von vornherein mit einer äußeren, von umgebenden Zellen gelieferten Plasmaschicht rechnen könnte, wie es in vielen Fällen bei tierischen Membranbildungen vorkommt, denn es bliebe dann immer noch das Dickenwachstum der der unmittelbaren Berührung mit lebenden Plasma entzogenen Mittelschicht (Stäbchenschicht, Anschlußlamelle) zu erklären.

b) Sporenmembranen.

Für das Zustandekommen gewisser Sporenmembranen ist die Beteiligung eines solchen extramembranösen Plasmas (Periplasmodium) tatsächlich nachgewiesen, und es sind die betreffenden Vorgänge namentlich in Hinblick auf die Entstehung mancher tierischer Skelettbildungen von größtem Interesse. In allen derartigen Fällen handelt es sich um eine aus der Fusion zahlreicher kleiner Zellen infolge Auflösung ihrer Wände hervorgehende Plasmamasse, die die Sporenmutterzellen zunächst umhüllt, dann zwischen sie ein-

dringt und alle weiteren Wachstumsvorgänge beherrscht. Von seiten eines solchen „Tapetenplasmas“ (Periplasmodium) wird, wie Strasburger (233, 234) gezeigt hat, der Makrospore von *Marsilia* eine Hülle aufgelagert, die in ihrem Bau

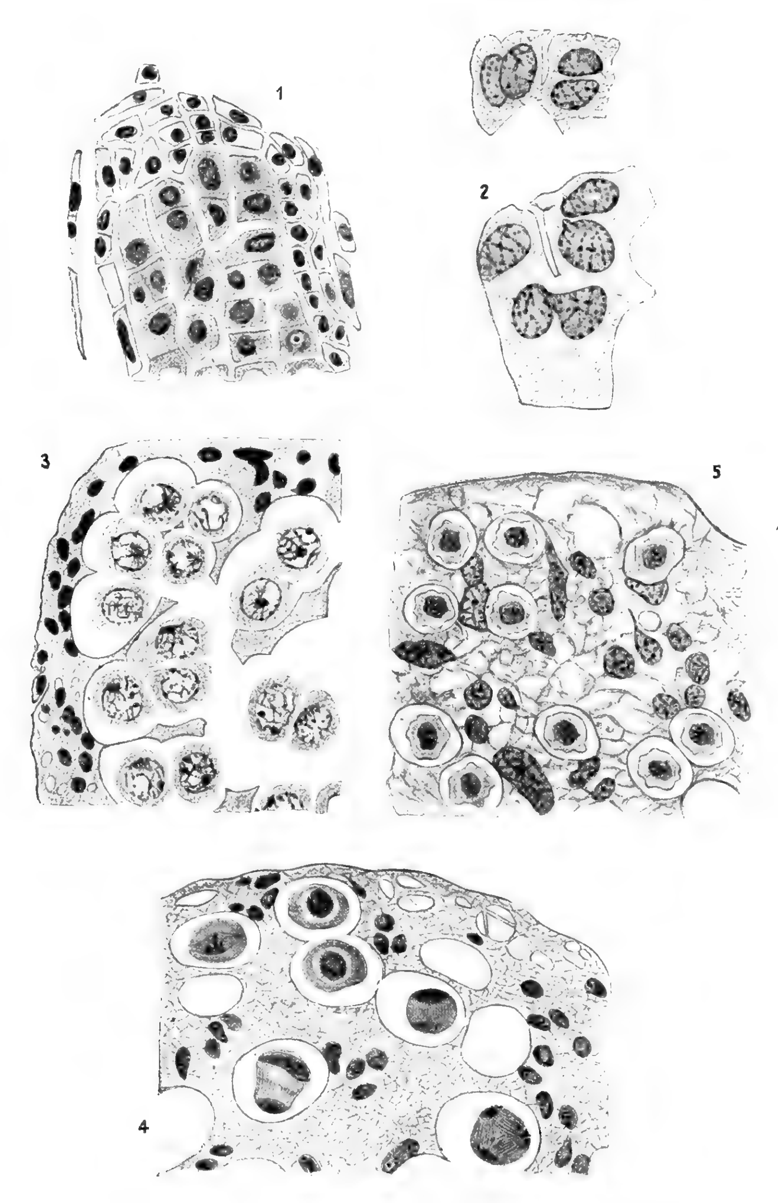


Fig. 25. *Equisetum limosum*. 1 Schnitt durch ein junges Sporangium. In der Mitte die Zellen des Archespores mit dichtem Plasma; außen die Tapetenzellen. 2 Tapetenzellen in Fusion begriffen. 3 Eindringen des Periplasmas zwischen die Sporenmutterzellen. Die Tapetenkerne liegen noch an der Peripherie. 4 Die Sporenmutterzellen (in Tetradenteilung) alle in das Periplasma eingebettet. 5 Die Sporen isoliert und von einem zarten Häutchen (der Anlage des Exospors) umgeben. (Nach Hannig.)

einer einfachen Zellschicht nicht unähnlich ist, und in gleicher Weise entstehen die noch viel merkwürdigeren Membranbildungen an den Mikro- und Makrosporen von *Azolla* sowie an den Sporen der Equisetaceen.

Wir verdanken nach den grundlegenden Arbeiten STRASBURGERS namentlich HANNIG (82 a) wichtige Aufschlüsse über diese merkwürdigen Vorgänge. Bei *Equisetum* finden wir die Sporenanlage (das „Archesporium") zunächst als eine geschlossene Zellmasse allseitig von „Tapetenzellen" umgeben (Fig. 25), die nun alsbald zu verschmelzen beginnen. „Die Fusion beginnt an verschiedenen Stellen in dem Tapetum, indem zuerst schmale Verbindungsbrücken zwischen den einzelnen Tapetenprotoplasten auftreten, von denen ausgehend die Verschmelzung schließlich sämtliche Protoplasten zu einem einzigen neuen, mantelförmigen Plasmakörper verbindet. Das Periplasmodium dringt dann zwischen die Sporenanlagen ein, bis diese gleichmäßig in der Plasmamasse verteilt sind. In dieser bilden sich Stärkekörnchen aus, die später wieder verschwinden (aufgebraucht werden)." Die Kerne, anfangs peripher gelagert, erscheinen schließlich ebenfalls gleichmäßig zwischen den Sporenanlagen verteilt. Die formative Tätigkeit des Periplasmodiums beginnt nun mit der Bildung einer kutinisierten Lamelle (Mittelhaut), Fig. 26 a, an welche sich sowohl nach außen wie nach innen je eine Gallertschicht anschließt, die aber beide erst bei Anwendung von Quellungsmitteln deutlich hervortreten (Fig. 26 b). Zu äußerst wird das „Elaterenhäutchen" abgeschieden, aus welchem die bekannten sprungfederartigen Elateren hervorgehen, die, an einer bestimmten Stelle an die Spore angeheftet, von hier aus nach 2 Polen

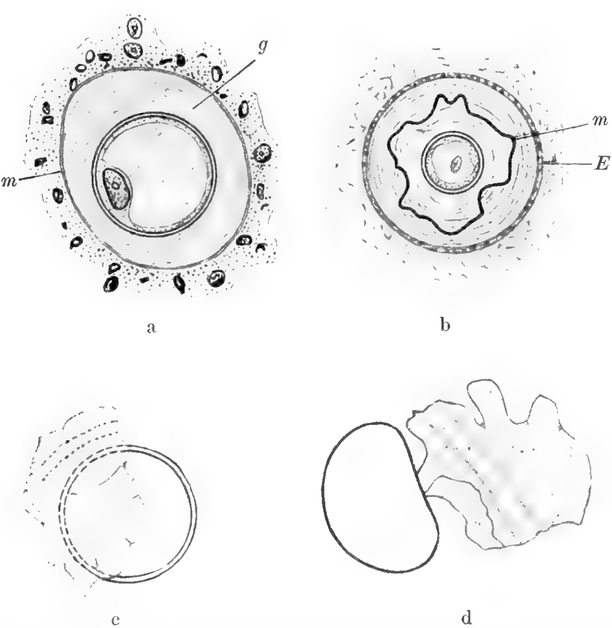


Fig. 26. *Equisetum limosum.* a Gequollene junge Spore mit innerer Gallertschicht (*g*) und weit abgehobener Mittelhaut (*m*). Im Periplasma Kerne und Stärkekörnchen. b Aeltere Sporenanlage gequollen. Mittelhaut in Falten abgehoben, nach Außen die äußere Gallertschicht; Elaterenhaut (*E*) mit feinen Körnchen. c Junge Elaterenhaut mit Körnchenreihen, vom Exospor abgerissen. d Etwas ältere Elaterenhaut, am Nabel am Exospor hängend. (Nach HANNIG.)

derselben in gegenläufigen Spiralen angeordnet sind. Es ist sehr bemerkenswert, daß diese eigenartigen Bänder ganz ähnlich wie etwa die Spiralverdickungen eines Gefäßes durch Körnchenanhäufungen an der Elaterenhaut sozusagen vorgezeichnet erscheinen (Fig. 26c u. d).

Noch viel merkwürdiger gestaltet sich die Entwicklung des „Perispors" bei *Azolla*. Auch hier liegt der Zellkomplex der Makrosporen zunächst inmitten einer durch Fusion von Tapetenzellen hervorgehenden kugelförmigen Plasmamasse mit Kernen (Fig. 27 *1*), die in der Folge bedeutend wächst und Stärke speichert. Wie bei *Equisetum* dringt sie später zwischen die Sporenzellen ein, die schließlich, von Vakuolen umschlossen, an der Peripherie des Plasmodiums liegen (3). Unter beständiger Größenzunahme des kugelartigen Raumes, den das Plasmodium einnimmt, wachsen auch die Vakuolen und verschmelzen schließlich zu zweien, dann zu dreien

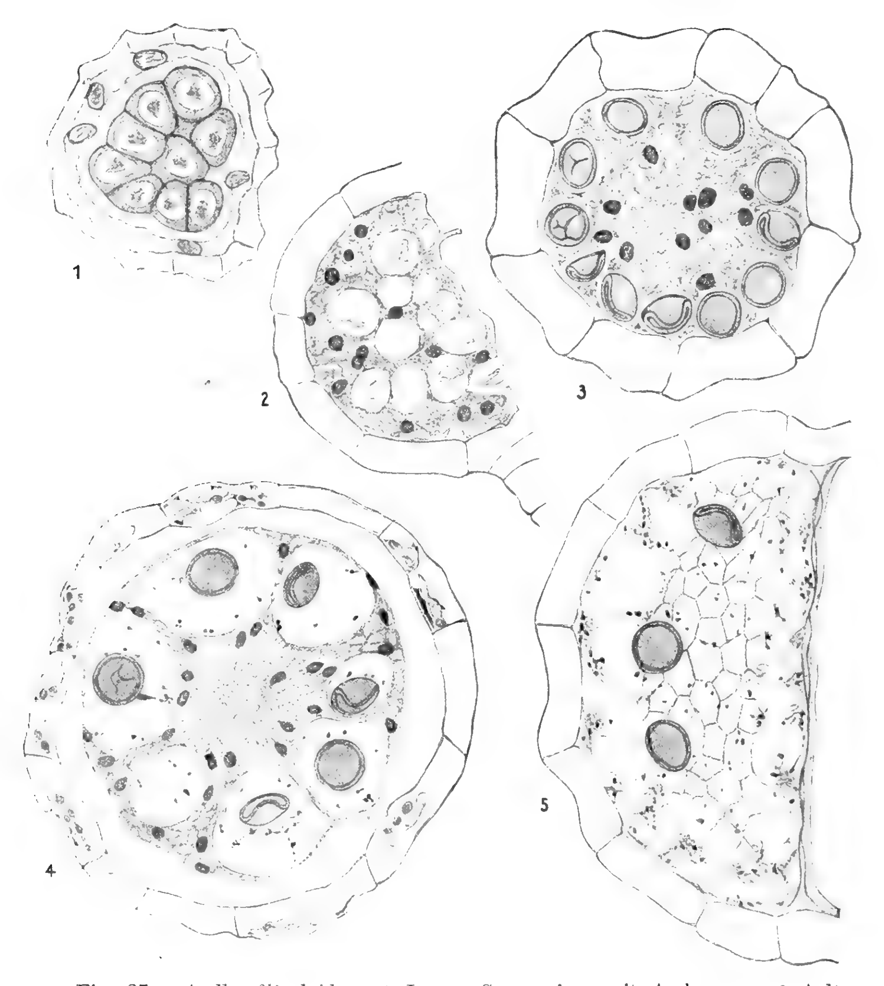


Fig. 27. *Azolla filiculoides*. *1* Junges Sporangium mit Archespor. *2* Aelteres Sporangium; die Sporen sind noch gleichmäßig im Periplasmodium verteilt. *3* Die Sporen sind an die Wand gedrückt; das Periplasma hat sich etwas kontrahiert und läßt die Vakuolen um die Sporen erkennen. Die Periplasmodienkerne liegen in der Mitte. *4* Die Vakuolen stark vergrößert (durch Verschmelzung). *5* Aelteres Stadium mit Waben (Massula). (Nach Hannig.)

usw. miteinander (4), bis schließlich nur noch 5—8 große ellipsoïdische Vakuolen übrig blieben, deren jede 8—12 Sporen umschließt (verg. das Schema Fig. 28). Die sporenhaltigen Vakuolen („Massulae") liegen eingebettet in dicke Massen von Periplasma, welches um jene herum eine zwar sehr feine, aber doch feste Membran abscheidet (Vakuolenmembran). Diese Wand „läßt eine feinkörnige Beschaffenheit erkennen, d. h. die Kontur der Blase scheint aus lauter aneinander gereihten Körnchen zu bestehen, die fest miteinander verbunden sein müssen; mit Chlorzinkjod färbt sich die Membran anfangs genau in derselben Weise gelblich, wie der plasmatische Inhalt." (HANNIG.) In diesem letzteren, der anfangs

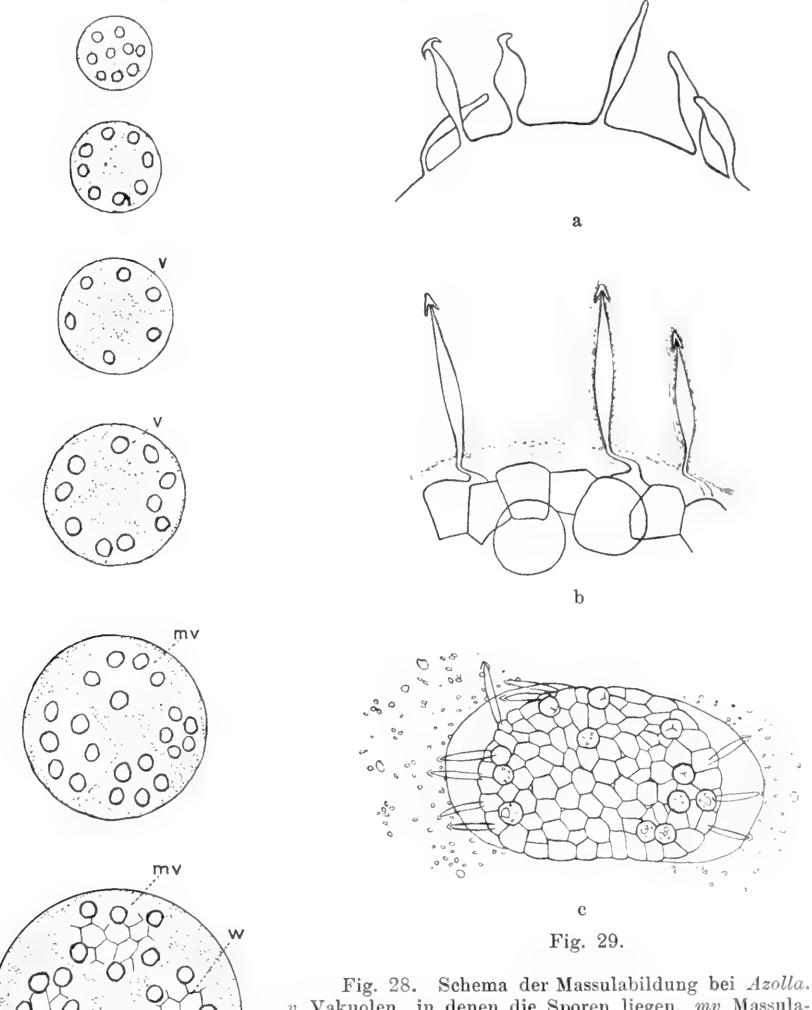


Fig. 28.

Fig. 29.

Fig. 28. Schema der Massulabildung bei *Azolla*. *v* Vakuolen, in denen die Sporen liegen, *mv* Massulavakuolen, *w* Massulawaben. (Nach HANNIG.)

Fig. 29. *Azolla*. a Vakuolenhaut einer Massula in jugendlichem Stadium. b Aeltere Glochidienanlagen, die den Ansatz der Glochidien an die Waben zeigen. c Junge Massula. Die Vakuolenhaut des Periplasmodiums, in der die Massula liegt, hat sich im Wasser abgehoben. (Nach HANNIG.)

wasserklar und homogen ist, entsteht später ein schaumartiges Wabenwerk, dessen Wände wenigstens eine Zeitlang Cellulosereaktion geben, später aber kutinisiert werden. Damit ist aber die formative Tätigkeit des Periplasmodiums noch nicht beendet, sondern es bilden sich nun an der Außenseite der Vakuolen jene für die Pflanzenwelt ganz ungewöhnlichen ankerförmigen Haftorgane, die als „Glochidien“ bezeichnet werden. Dieselben entstehen als handschuhfingerförmige Ausstülpungen aus der Vakuolenwand und treten später mit den oberflächlich gelegenen Waben des Inhaltes in Verbindung (Fig. 29). Anfangs ganz weich, zeichnen sie sich später durch einen hohen Grad von Elastizität aus.

Die beiden angeführten Beispiele (*Equisetum* und *Azolla*) lassen klar erkennen, welche große Rolle in manchen Fällen extramembranösem Plasma auch bei Pflanzen zukommt. „Während im allgemeinen die Organisation der Pflanze darauf hinausläuft, daß die gesamte Plasmamasse zum Zweck der Arbeitsteilung in einzelne durch Zellwände gegeneinander abgeschlossene Protoplasten zerfällt, wird bei den Tapeten von *Equisetum* und *Azolla* die angebahnte Trennung nach kurzem wieder gelöst; zwischen den zahlreichen Protoplastenindividuen schwinden die Zellwände und die einzelnen Plasmakörper verschmelzen zu einem einzigen neuen Individuum, einem Plasmodium, das mantelförmig das sporogene Gewebe umhüllt. Dieses ist somit in seiner Weiterentwicklung nicht, wie das sonst bei allen anderen Zellen oder Gewebskomplexen der Fall ist, von anderen geschlossenen Zellen oder Geweben, sondern von einer Art flüssigen Gewebes abhängig. Schließlich isolieren sich die einzelnen sporenbildenden Zellen in der zähflüssigen Plasmamasse, und innen beginnt die formative Tätigkeit der letzteren, die in doppelter Beziehung bemerkenswert ist: 1) weil die von ihr gebildeten Membranen von sehr auffälliger Struktur sind, und 2) weil in diesem Falle nicht ein Protoplast für sich selbst eine schützende Hülle baut, sondern für zahlreiche andere, gewissermaßen in ihm parasitierende Protoplasten.“ (Hannig.)

c) Peridineen.

Für die Rolle, welche extramembranöses Plasma in manchen Fällen bei dem Zustandekommen von Skulpturen an der Außenfläche von Zellmembranen spielt, bieten die Dinoflagellaten (Peridineen) wohl das interessanteste Beispiel.

Die am meisten charakteristische Eigenschaft aller komplizierteren Formen dieser einzelligen freischwimmenden Organismen besteht darin, daß auf der äußeren Oberfläche der Hülle (des Gehäuses) stärker verdickte Leisten gebildet werden, die im allgemeinen einen geradlinigen Verlauf zeigen und, untereinander in verschiedenster Weise zusammenstoßend eckige Felder oder Tafeln umschließen. Es ist Regel, daß die in solcher Weise gebildeten Hüllen eine mehr oder weniger große Neigung haben, durch Auflösung des Zusammenhanges der Membran längs dieser Verdickungsleisten in einzelne Platten zu zerfallen. Oft ziehen sich einzelne Tafeln zu langen hornartigen Fortsätzen aus, wodurch oft sehr bizarre Formen entstehen (Fig. 30). So wurden bei der letzten Deutschen Tiefsee-Expedition als Plankton im Guinea-Strom in riesiger Menge Peridineen mit enorm langen Fortsätzen gefischt (Fig. 31). Die größte Mannigfaltigkeit der Reliefbildungen wird durch netzförmige Verbindungen der Verdickungs-

leisten bedingt. Das gewöhnlichste und am mannigfachsten variierte Netzsystem wird dadurch gebildet, daß immer je 3 Leisten unter stumpfen Winkeln in einem Punkte zusammenstoßen. Dadurch werden kleine polygonale, meist sechseckige Kammern oder Areolen gebildet, die als Grundfläche die unverdickte oder gleichmäßig verdickte Grundmembran besitzen, während die Seitenwände von den Leisten aufgebaut werden. (SCHÜTT, 207, Taf. 7, Fig. 18.) Eine besondere Form der Verdickung entsteht, wenn die auf der Außenseite der Grundmembran aufgelagerten Schichten so abgesetzt werden, daß die unverdickten Stellen nicht polygonalen, sondern kreisförmigen Umriß haben. Stehen diese Kreise dicht gedrängt, so sieht die Membran wie mit Poren bedeckt aus („Poroïden").

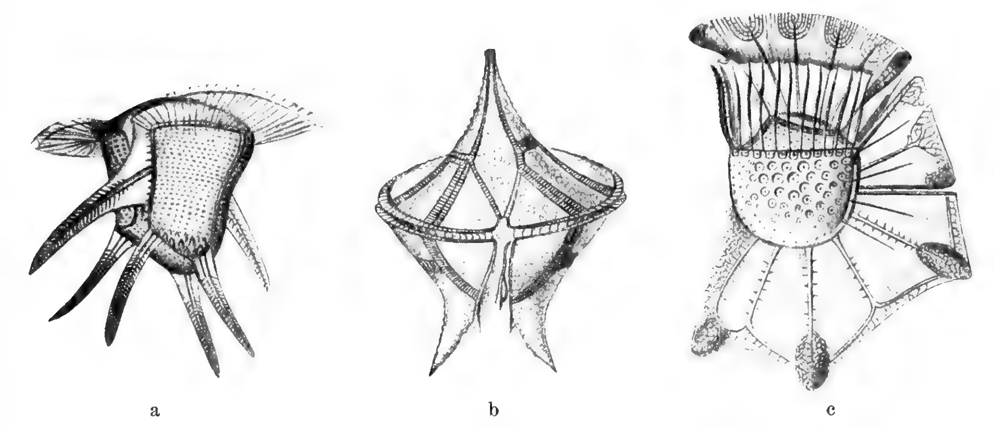


Fig. 30. a *Ceratocorys horrida.* Peridinee des Warmwassers. b *Peridinium divergens.* c *Ocithoceras magnificus.* (Nach STEIN).

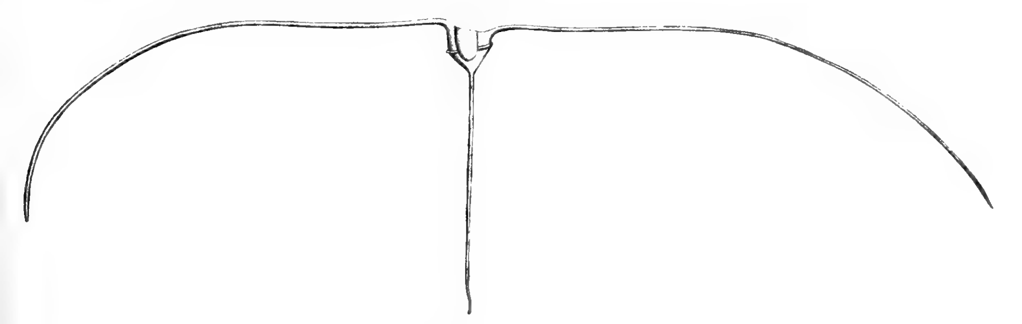


Fig. 31. *Ceratium* spec. (Peridinee aus dem Guineastrom). (Nach CHUN.)

Ueberblickt man die Erscheinungsformen aller dieser Leistensysteme, so fällt die Aehnlichkeit der Verdickungsformen mit denjenigen auf, die sich bei stark zentripetal verdickten Zellen von Gefäßpflanzen finden: die Areolen, Kreise und Poroïden entsprechenden Tüpfeln der Gefäßpflanzen, deren Schließhaut von der unverdickten Membranzelle gebildet wird. Der Unterschied besteht nach SCHÜTT (206, 207) wesentlich darin, daß bei den Tüpfeln der Gefäßpflanzen die Schließhaut nach außen, bei den Peridineen aber nach innen liegt. Dieser Unterschied beruht eben darauf, daß sie bei

den einen ein Produkt des zentripetalen, bei deren anderen des zentrifugalen Dickenwachstums sind. Bei gewissen Peridineen kommen an der Oberfläche flügelförmige Leisten zur Entwicklung, die mehr als 100mal so hoch sind, als die Membrandicke beträgt. Bei *Ornithocerus splendidus* ist die Höhe der äußerst dünnen plattenförmigen Flügelleiste größer als der größte Durchmesser der ganzen Zelle (Fig. 30c). Die dünne Leistenlamelle ist versteift durch zahlreiche Radialrippen, die ihrerseits wieder so reichlich anastomosierende Seitenzweige bilden, daß das Ganze an die netzartige Nervatur eines Blattes erinnert.

Betrachtet man solche extreme Fälle zentrifugaler Wandverdickungen, so drängt sich fast unwillkürlich die Frage nach deren biologischer Bedeutung auf. Es liegen hier die Dinge ganz ähnlich wie wir es später wieder bei den Radiolarien und anderen planktonschen Protistenformen finden werden. Hauptsächlich durch Schütt (l. c.) wissen wir, daß alle die wunderbaren Fortsätze in Gestalt von Stäben, Fallschirmen und Segeln bei den Peridineen nicht zwecklos sind, sondern eine sehr wichtige Funktion zu erfüllen haben. Es handelt sich meist um Schwebevorrichtungen, welche Reibungswiderstände im Seewasser schaffen und es ermöglichen, daß die ohnehin leichten Organismen im Wasser auf ungefähr gleichem Niveau sich jedenfalls so lange schwebend erhalten, als sie noch unter dem Einfluß des Sonnenlichtes zu assimilieren imstande sind.

Daß die „Schalen" (Zellhüllen) der Dinoflagellaten aus Cellulose oder doch einer celluloseähnlichen Substanz bestehen, hat insbesondere Warming (Lit. zitiert Bütschli, Protozoen, I, p. 416) festgestellt. Die späteren Beobachter Bergh, Klebs und Bütschli konnten dies im allgemeinen bestätigen, wenn auch die bekannten Reaktionen auf Cellulose nicht bei allen Formen gleich gut eintreten.

Am besten gelingt gewöhnlich die Reaktion mit Jod und H_2SO_4, wogegen die Behandlung mit Chlorzinkjod meist keine Bläuung, sondern eine mehr oder weniger intensive Violettfärbung erzeugt, ja nach Klebs bei den Ceratien überhaupt nur eine sehr schwache Färbung hervorruft. Nach demselben Beobachter sollen die von ihm bei *Hemidinium* und *Glenodinium pulvisculus* untersuchten Membranen von Chlorzinkjod braun resp. gelb gefärbt werden und können daher wohl nicht reine Cellulose sein. In gleichem Sinne spricht die in allen Fällen beobachtete Unlöslichkeit in Kupferoxyd-Ammoniak. Löslich sind die Hüllen der Dinoflagellaten in konzentrierter H_2SO_4. Die ziemlich spröde und zerbrechliche Beschaffenheit derselben könnte zu der Vermutung führen, daß sie mit einer anorganischen Substanz imprägniert sind, und Warming hielt sie für kieselhaltig. Doch zeigte schon Ehrenberg ihre völlige Verbrennlichkeit.

Wie erfolgt nun in diesen extremen Fällen zentrifugalen Wachstums die Wandverdickung? Untersucht man bei Peridineen die Sporenbildung oder Zellteilung, so konstatiert man leicht, daß immer zunächst eine zarte Grundmembran gebildet wird, auf welcher die Leisten und sonstigen Skulpturen erst später allmählich „als anfangs ganz feine Wälle" emporwachsen. Der ganze Wachstumsvorgang vollzieht sich demnach von Anfang an örtlich getrennt vom Cytoplasma. Schütt (l. c.) ist geneigt, die erste dünne vom Plasma gebildete Membranschicht noch als „einen mit besonderer Differenzierung ausgestatteten Teil des Protoplasmas" anzunehmen. Das Häutchen ist dann zwar widerstandsfähiger gegen

chemische Reagentien, gibt aber noch nicht die charakteristischen Cellulosereaktionen. Aber auch wenn dies längst schon der Fall ist, wächst die Membran und bildet an der Außenseite jene regelmäßigen Skulpturen, deren gewaltiger Umfang es wohl ausgeschlossen erscheinen läßt, daß an ihrer Bildung das Innenplasma irgendwie beteiligt ist. Betrachtet man z. B. die Verhältnisse bei *Ornithocereus splendidus*, wo die Höhe der äußerst dünnen Flügelleiste größer ist als der Durchmesser der Gesamtzelle, so kann, „da sich die Peripherie der Leiste fortwährend vergrößert, das Wachstum nicht etwa durch interkalares Nachschieben von der Grundmembran her stattfinden, sondern an der Peripherie selbst muß, auch wenn dieselbe schon um die 100-fache Membrandicke von dem Plasmakörper entfernt ist, noch Substanzeinlagerung stattfinden. Zu glauben, daß diese durch Intussusception von dem so weit entfernten Plasma bewirkt werde, heißt diesem eine geradezu mystische Fernwirkung zuschreiben.“ (Schütt.) Dazu kommt noch das reiche Netzgeäder der Flügelleisten, dessen nachträgliche Entstehung völlig unbegreiflich bleibt, wenn man nicht ein Appositionswachstum annehmen darf. Die Möglichkeit zu einer solchen Annahme ist nun durch den von Schütt gelieferten Nachweis extramembranösen Plasmas für die Peridineen gegeben.

Es hat sich herausgestellt, daß, abgesehen von den Geißelspalten, die Membran aller Peridineen von zahllosen feinen Poren (d. h. wirklichen Durchbohrungen) siebartig durchlöchert ist, so daß für das Plasma unendlich viele feine Wege geöffnet sind, um von innen nach außen vorzudringen. Da die Poren über die ganze Oberfläche der Membran zerstreut sind, so wird das Plasma an allen Stellen auf kürzestem Wege die Oberfläche der Membran erreichen können. Nehmen wir an, daß während des Dickenwachstums der Membran ein Teil des Plasmas, durch die Poren vortretend, sich über die Oberfläche verbreitet, so sind damit alle Schwierigkeiten, die oben für die Erklärung des zentrifugalen Dickenwachstumes erwähnt wurden gehoben, denn dann ist der wachsende Membranteil nicht mehr durch eine dicke Membranschicht vom Plasma getrennt, vielmehr kann das extramembranöse Plasma die zum Wachstum nötige Membransubstanz ausscheiden und unmittelbar an den betreffenden Stellen ablagern (durch Apposition). Schütt hat nun in der Tat unter gewissen Bedingungen das Austreten von feinen Plasmafäden aus den Poren bei Peridineen (*Ceratium furca*, 206, Taf. 8, Fig. 41) beobachten können (bei langsamem Absterben in verdünntem Formalin), die vielleicht unter normalen Verhältnissen zum Festheften der Zellen dienen. Von größtem Interesse für die vorliegenden Fragen ist auch das Auftreten von extramembranösen Bläschen und (Plasma-)Häutchen, welche bei vielen Individuen zahlreicher Arten von Peridineen vorkommen. In einzelnen Fällen ließ sich durch geeignete Tinktionsmittel eine die ganze Zelloberfläche samt Stacheln überziehende gefärbte Plasmaschicht nachweisen (l. c. Taf. 6, Fig. 15, 16). Es darf nicht unerwähnt bleiben, daß Mangin (34) neuerdings, wie mir scheint nicht mit zureichenden Gründen, das Vorkommen extramembranösen Plasmas bei Peridineen (wie auch bei Diatomeen) bestritten hat.

E. Die Mineralisierung der pflanzlichen Zellhaut.

1. Verkieselung.

a) Membranverkieselung.

Kaum jemals dürfte wohl eine pflanzliche Zellmembran ausschließlich von organischer Substanz gebildet sein, indem beim Verbrennen in der Regel mehr oder weniger Asche zurückbleibt. Vielleicht machen nur ganz jugendliche Zellhäute hiervon eine Ausnahme. „Werden zarte Durchschnitte von Vegetationspunkten nach sorgfältigem Auswaschen mit verdünnter Essigsäure und mit reinem Wasser geglüht, so verbrennen die Zellwände der in raschestem Wachstum und intensivster Zellvermehrung begriffenen Stellen, ohne einen Rückstand zu hinterlassen. Aber schon die etwas gestreckten, indes bei weitem noch nicht ausgewachsenen Zellen in der Nähe des Vegetationspunktes lassen nach dem Glühen unverbrennliche Substanz zurück, die bei vorsichtiger Ausführung der Verbrennung membranartigen Zusammenhang und Formen zeigt, welche denen der Zellmembranen vor dem Verbrennen entsprechen" (W. Hofmeister, 96).

Derartige Aschenskelette kann man z. B. durch Glühen von Stengelquerschnitten von *Cucurbita Pepo* auf dem Deckgläschen mit Leichtigkeit erhalten. Sie müssen aber, da sie im Wasser mindestens zum Teil löslich sind, in Luft beobachtet werden (Zimmermann, 265).

Auch die Cambiumzellen querdurchschnittener, in voller Vegetation stehender Zweige von *Pinus Laricio* und *Sambucus* hinterlassen nach Hofmeister beim Verbrennen keine Asche. In der Regel lassen sich die mineralischen Einlagerungen in der Zellmembran nicht direkt mit dem Mikroskop erkennen, indem sie offenbar die Substanz derselben völlig gleichmäßig durchdringen. Schon Payen schloß auf eine innige und feste Verbindung der unverbrennlichen Bestandteile der Zellmembranen mit der organischen Substanz derselben, da es nicht gelang, durch mehrtägiges Liegen in Essigsäure jene zu beseitigen.

Im allgemeinen bestehen die Aschenskelette vorwiegend aus Ka-, Ca- und Mg-Salzen. Es geht dies daraus hervor, daß sie sich bei Zusatz von Säuren meist vollkommen oder wenigstens teilweise lösen, und daß Schnitte, die vorher mit dem Schulzeschen Mazerationsgemisch behandelt worden waren ($KClO_3 + HNO_3$), überhaupt kein Aschenskelett beim Verbrennen liefern. In sehr vielen Fällen tritt jedoch auch Kieselsäure in großer Menge als Einlagerung der Zellhaut auf und zwar sowohl physiologisch während der Entwicklung der betreffenden Pflanzen, wie auch bei der Entstehung fossiler verkieselter Pflanzenreste (Versteinerung). Beide Vorgänge bieten die wichtigsten Anhaltspunkte für die ganze Auffassung der Mineralinkrustationen organisierter Gebilde und sollen daher auch hier zunächst besprochen werden.

Angeregt durch die Beobachtungen, daß das spanische Rohr am Stahle oder beim Reiben zweier Stücke Funken gibt, fand Davy schon 1814, daß die Kieselsäure hauptsächlich in der Epidermis der Gräser und Equiseten, vor allem auch im spanischen Rohr enthalten sei und bei mikroskopischer Untersuchung in Form eines glasartigen Netzwerkes erscheine. Erst 20 Jahre später gelang es

STRUVE (234a) nachzuweisen, daß die Struktur der Epidermis der genannten Gewächse nach dem Einäschern vollkommen unverändert bleibt, indem das zurückbleibende, fast nur aus Kieselsäure bestehende Skelett bis in das kleinste Detail den Epidermiszellen und bei *Equisetum* auch den Spaltöffnungszellen entspricht. Ueber die Art und Weise, wie sich dieses Skelett zu der organischen Wand der Zelle verhält, spricht sich STRUVE nicht näher aus, doch scheint er der Ansicht gewesen zu sein, daß die Cellulosehaut von der Kieselerde durchdrungen ist. In das Jahr 1834 fällt die Entdeckung KÜTZINGS (119), daß die Schalen der Diatomeen aus Kieselerde bestehen, welche neben den Radiolarien wohl die merkwürdigsten Beispiele organischer Verkieselung bilden.

Die Beobachtungen STRUVES wiederholend kam MEYEN (Physiologie 1838, Bd. II, p. 537), zu der Ueberzeugung, daß der Ort der Kieselsäureablagerung in der Epidermis die äußerste Membranschicht sei, aus der man sie auch durch konzentrierte H_2SO_4 in Form glasartiger Lamellen erhalten könne. Letzterer Ansicht trat SCHLEIDEN entgegen, indem er die Kieselsäure in Gestalt kleiner Blättchen, Körnchen oder Nadeln in die Membran eingelagert glaubte.

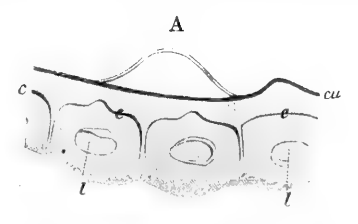
Einen bedeutenden Fortschritt in der Kenntnis der Verkieselung von Pflanzenzellen verdanken wir PAYEN (172), welcher zeigte, daß die Kieselsäure in die Membranen eingelagert ist und diesen von ihm als „Inkrustation" bezeichneten Vorgang mit der Einlagerung organischer Verbindungen in die Cellulosemembran vergleicht, während KÜTZING zwar ebenfalls der Ansicht war, daß die Kieselerde eine Inkrustation bilde, aber unter diesem Ausdruck etwas wesentlich anderes versteht als PAYEN. Er glaubt, die Kieselsäure lagere sich auf der äußeren Seite der Zellen ab, stehe in keinem organischen Zusammenhang mit den Zellen, sondern bilde einen Ueberzug, auf dessen Innenseite die eingekapselte Zelle abgedrückt sei, fülle auch wohl die Intercellulargänge aus und hebe so den organischen Zusammenhang der Zellen untereinander auf. Nur bei den Diatomeen verhalte sich die Sache anders, hier bemerke man nichts von einer weichen organischen Zellmembran, über welche die Kieselerde einen Ueberzug bilde. Daher liefern dieselben seiner Meinung nach den sicheren Beweis, daß Kieselsäure unmittelbar zur Bildung organischer Formen beitrage, denn sie sei in den Diatomeenschalen sehr rein und nicht mit Cellulose oder anderen organischen Substanzen verbunden. Es ist nicht schwer, diese Anschauung als irrtümlich zu erweisen; schon der Umstand, daß die verkieselte Membran sich beim Erhitzen bräunt und erst bei weiterer Einwirkung hoher Temperaturen wieder farblos wird, beweist, daß die Grundlage der Membran, wie bei allen Zellhäuten, eine organische Substanz ist. SANIOS Untersuchungen führten zur Bestätigung der Annahme PAYENS, daß die Kieselsäure nicht auf der Oberfläche der Zellen sezerniert wird, sondern im äußeren Teil der Zellmembran selbst zur Ablagerung kommt und SCHNITZLEIN (199a) suchte im Anschluß an SANIO an der Hand seiner Beobachtungen der Verkieselung der Haare von *Deutzia scabra* die Annahme einer Verbindung der Kieselsäure mit Cellulose zu stützen.

Die eben gegebene historische Uebersicht zeigt, daß über die Verbindung der Kieselerde mit der Pflanzenmembran sehr weit auseinandergehende Ansichten aufgestellt wurden, indem die einen sich vorstellten, die Kieselerde sei nicht mit der organischen Membran der Zelle verbunden, sondern unter der Form von Blättchen, Körnern und Nadeln in dieselbe eingelagert (SCHLEIDEN) oder sie bilde einen Ueberzug über die Zelle (KÜTZING) oder, wenigstens im Anfang ihrer Ablagerung, einen die Zellhöhle auskleidenden Ueberzug (CRÜGER), während die entgegengesetzte, hauptsächlich von PAYEN verteidigte Ansicht annimmt, daß die Kieselerde in die organische Substanz der Zellhaut nach Art von inkrustierenden

organischen Verbindungen eingelagert ist. Die ausgezeichneten Untersuchungen H. v. Mohls (145) haben nun gezeigt, daß, abgesehen von einigen noch zu erwähnenden Ausnahmsfällen, die letztere Ansicht allein den Tatsachen entspricht. „Es verhält sich in dieser Beziehung die verkieselte oder die von Kalkverbindungen durchdrungene Zellmembran vollkommen wie ein tierischer Knochen, in welchem die Knochenerde ebenfalls mit der organischen Grundlage zu einem homogenen Ganzen verbunden ist". Dementsprechend färbt sich die verkieselte Membran mit Jod gelb oder braun, sie bleibt selbst bei hohen Graden der Mineralisierung noch biegsam und quellbar, sie kontrahiert sich beim Veraschen um so mehr, je weniger Kieselsäure sie enthält und rollt sich auf, wenn eine Seite mehr Kieselsäure führt als die andere. Es bleiben endlich auch die feinsten Skulpturen, Knötchen, Streifen etc. bestehen, gleichgültig, ob man mit Flußsäure die Kieselerde oder durch Glühen die organische Substanz entfernt. Je mehr Kieselsäure sich in die Membran einlagert, um so härter, brüchiger und widerstandsfähiger gegen Reagentien wird dieselbe, wie das jedes Brennhaar von *Urtica* ohne weiteres zeigt. In bezug auf die Methode des Nachweises der Verkieselung durch Veraschung findet v. Mohl unter allen Umständen eine vorhergehende Behandlung der betreffenden Objekte mit Schulzescher Flüssigkeit (HNO_3 + $KClO_3$) zweckmäßig. Man erhält dann in der Regel leicht völlig weiße Skelette, die aber noch mit verdünnter HCl zu extrahieren sind, um die Alkali- und Erdsalze sicher ganz zu entfernen. Wird dies unterlassen, so tritt während der Einäscherung leicht Gefrittung und Schmelzung des Aschenskelettes ein. Viel weniger geeignet erweist sich das von Meyen und Schleiden angewandte Verfahren, die organische Substanz durch konzentrierte H_2SO_4 zu zerstören, welches nur in Fällen sehr starker Verkieselung befriedigende Resultate liefert.

„Die durch Glühen von den organischen Verbindungen und durch HCl von den beigemengten anorganischen Salzen befreite Kieselmembran hat in den gewöhnlichen Fällen, in welchen sie eine gewisse Dicke nicht übersteigt, das Aussehen einer aus Glas bestehenden Lamelle. Wenn sie dagegen eine bedeutendere Dicke besitzt (Epidermis von *Equisetum hiemale*), so zeigt sie bei Beleuchtung von oben ein opalartiges Aussehen" (v. Mohl).

Durchmustert man die einzelnen Erscheinungen der Membranverkieselung (ich verweise in dieser Beziehung auf das Buch von Kohl, 107, und die Abhandlung H. v. Mohls, 145), so fällt ohne weiteres auf, daß ganz vorwiegend die Epidermis und ihre Anhangsgebilde (Haare) davon betroffen werden (Fig. 32 A). Es gibt Pflanzen, bei welchen sich die Verkieselung der Oberhaut auf die Trichome überhaupt beschränkt. Sehr interessant ist die Verteilung der Kieselsäure in den Brennhaaren von *Urtica*. Entsprechend ihrer Be-



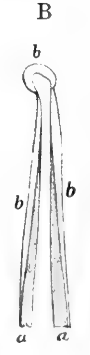


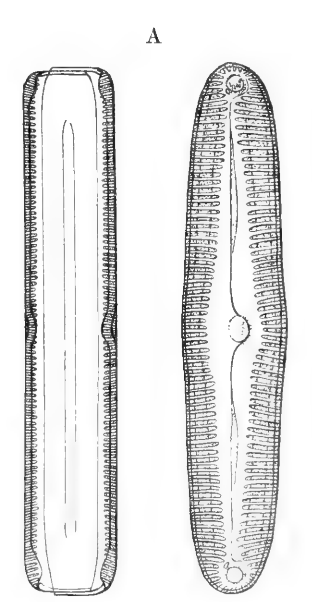
Fig. 32. A *Equisetum hiemale*. Stück der Oberhaut nach Behandlung mit Chromschwefelsäure. *cc* Grenze der Verkieselung.

B Brennhaar von *Urtica*. *aa* (dunkel gehalten) verkalkt, *bb* verkieselte Teile mit Köpfchen. (Nach Kohl.)

stimmung als Schutzwaffen ist die Membran des kugeligen Köpfchens und des daran grenzenden Haarteiles in ihrer ganzen Dicke verkieselt. Weiter nach dem Haargrunde nimmt die Dicke der verkieselten Region rasch ab. Ein angefertigtes Kieselskelett besteht unten nur noch aus einem sehr dünnen Häutchen, der äußersten Cuticularschicht. Die Grenze zwischen verkieselter und kieselfreier Wandpartie ist sehr scharf; letztere ist bis zum Bulbus hinab mit Kalkkarbonat inkrustiert. Nur selten kommt es bei Blättern auch zur Verkieselung des ganzen Merophylls (in besonders hohem Grade bei *Ficus Sycomorus* und *F. trachyphylla*).

Als Prototyp verkieselter pflanzlicher Zellmembranen dürfen ohne Zweifel die Schalen der Diatomeen gelten, die auch sonst zu den merkwürdigsten Membranbildungen gehören, die wir kennen. Mit der starken Verkieselung verbindet sich bei diesen Protophyten eine oft ganz erstaunliche Kompliziertheit der feineren Struktur der Schale, die höchstens noch bei den Radiolarien ihresgleichen findet.

Als ein sehr auffallender Zug ist ferner auch die Zusammensetzung der Zellhaut aus zwei getrennten und ineinander verschiebbaren Stücken zu erwähnen. Weder bei den nächstverwandten Algengruppen noch bei den Protozoen finden wir ein ähnliches Verhalten, so daß diese Eigenschaft ganz besonders ein Kennzeichen der Diatomeen ist. Nur die Peridineen (Dinoflagellaten) zeigen eine



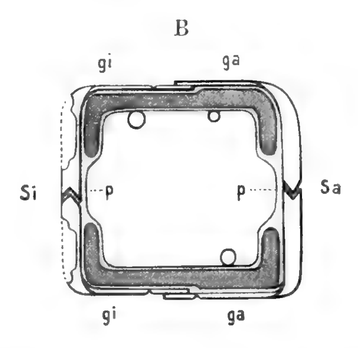


Fig. 33 A. *Pinnularia viridis.* *a* Gürtelansicht. *b* Schalenansicht.

Fig. 33 B. Schematischer Querschnitt mit Zellinhalt. *Sa* und *Si* die beiden Schalen, *ga* das zur ersteren gehörige größere, umfassende, *gi* das mit der letzteren verbundene umschlossene Gürtelband, *p* Protoplasma. (Nach Pfitzer.)

ähnliche Zusammensetzung ihres „Panzers“. Um wenigstens eine allgemeine Vorstellung von den Bauverhältnissen zu geben, möge die Beschreibung von *Pinnularia viridis* nach Pfitzer (177, 178) hier Platz finden. Je nach der Lage der Schale unter dem Mikroskop erscheint dieselbe entweder als eine langgezogene Ellipse (Fig. 33 A) mit zierlichen Querstreifen oder als Rechteck. Nur im letzteren Falle tritt die Zusammensetzung aus zwei Stücken hervor, indem man dann die eine Schalenhälfte die andere umgreifen sieht. Die ganze Zellhülle

läßt sich am besten mit einer gewöhnlichen länglichen Schachtel vergleichen, deren ebene, schmal elliptische Flächen den Schalen, deren gebogene übereinander greifende Ränder den sogenannten „Gürtelbändern“ entsprechen. Es gibt ja auch eine derartige Schachtel zwei verschiedene Ansichten, je nachdem wir sie auf eine der ebenen Flächen stellen oder auf den ringförmigen Teil legen: nur im letzteren Falle ist bei Betrachtung von oben das Uebereinandergreifen der beiden Hälften sichtbar. Der beistehende schematische Querschnitt (Fig. 33 B) ist nun leicht verständlich. *Sa* ist die rechte, *Si* die linke Schale, während *ga* das übergreifende, *gi* das eingeschobene Gürtelband bezeichnet. Beide Abbildungen zeigen zugleich, wie die Schalen und Gürtelbänder verbunden sind, die letzteren schieben sich etwas unter die ersteren und sind sehr fest mit ihnen verbunden, während beide Gürtelbänder gegeneinander leicht verschiebbar sind. Die Kompliziertheit des Baues wird bei manchen Diatomeen noch dadurch gesteigert, daß es nicht bei der Bildung von nur zwei Schalen bleibt, sondern es fächern viele Gattungen den Innenraum der Zelle durch unvollständige den Schalen parallele Innenschalen, durch deren Oeffnungen aber die plasmatische Substanz des ganzen Zelleibes in Zusammenhang bleibt (Pfitzer, l. c.).

Mit dieser verwickelten Formgestaltung der Zellhaut (Schale) im allgemeinen vergesellschaftet sich nun auch noch eine Fülle der mannigfaltigsten Skulpturen, welche durch die Regelmäßigkeit ihrer Form und Anordnung dem Studium der Diatomeen so viele Freunde auch unter den Nichtbotanikern erworben haben. Es handelt sich dabei teils um wirkliche Durchbrechungen und Oeffnungen der Membran, teils um eine durch Vertiefungen und Erhöhungen, überhaupt ungleiche Dicke verschiedener Membranstellen bewirkte Skulptur. Bei vielen Diatomeen ist die Schale von geraden oder gekrümmten Spalten durchsetzt, welche bei *Pinnularia* (Fig. 33 A) in der Flächenansicht regelmäßig gebogene zwischen den drei runden „Knoten“ (stark verdickte nach Innen vorspringende Stellen der Membran) verlaufende in der Mitte breitere Linien darstellen. Im gegebenen Falle durchsetzen die Spalten die Membran in einer winkelig gebrochenen Linie (Fig. 33B), man erkennt sie auf dem Querschnittsbild dicht bei *Sa* und *Si*.

Wahrscheinlich vermitteln sie den Austritt von Plasma. In anderer Weise zeigt die Membran der Zelle Oeffnungen bei den Diatomeen mit kreisrunden eckigen, überhaupt zentrisch entwickelten Schalen. Es bilden sich hier namentlich an den Ecken (*Triceratium*) oder in regelmäßiger Verteilung am Rande der kreisrunden Schalen zylindrische oder kegelförmige Fortsätze, deren Enden bald mit einem, bald mit mehreren kleinen Löchern durchbohrt zu sein scheinen.

„Das meiste, was oben von den Membranverdickungen der Peridineen gesagt wurde, gilt auch ohne weiteres für die der Diatomeen. Auch hier ist an der Membran eine Grundlamelle zu erkennen, die durch lokalisiertes Dickenwachstum versteift wird. Die Verdickungen sind zum Teil auf der Innenseite (zentripetal) angelegt, zum Teil dagegen sitzen sie auf der Außenseite, sind also zentrifugal entstanden. Die zentrifugalen überwiegen die inneren so sehr, daß die letzteren fast als Ausnahme von der Regel aufgefaßt werden. Die Verdickungen nehmen auch ganz ähnliche, aber meist noch regel-

mäßigere Formen an als bei den Peridineen. Gewöhnlich bilden sie Leisten, die zu Systemen zusammentreten, teils in paralleler Anordnung, noch häufiger netzartig verbunden. So entsteht eine Areolenstruktur, indem polygonale oder abgerundete Stellen der Grundmembran von allen Seiten von einem Wall von Leisten umgeben sind (Tüpfel); sehr häufig werden die Areolen poroïd. Bisweilen wird eine Areole zu einer durch einen kleinen Porus nach außen geöffneten kleinen Kammer, indem die Areolenwand an ihrer oberen Kante wieder in die perikline Richtung umbiegt und dadurch eine unvollständige, der Grundlamelle parallele Wand bildet. So kommt es zur Bildung gehöfter Tüpfel mit nach außen geöffnetem Porus (Fig. 34). So extreme Fälle von Dickenwachstum wie die großen Flügelleisten mancher Peridineen sind bei den Diatomeen nicht bekannt, doch kommen auch hier flügelleistenähnliche Bildungen vor und namentlich, was Stachelbildungen anbetrifft, finden wir hier viel auffälligere Vertreter" (Schütt).

Neben den Leisten finden sich bei den Diatomeen wie bei den Peridineen ganz allgemein noch kleine Punkte (Poren), welche

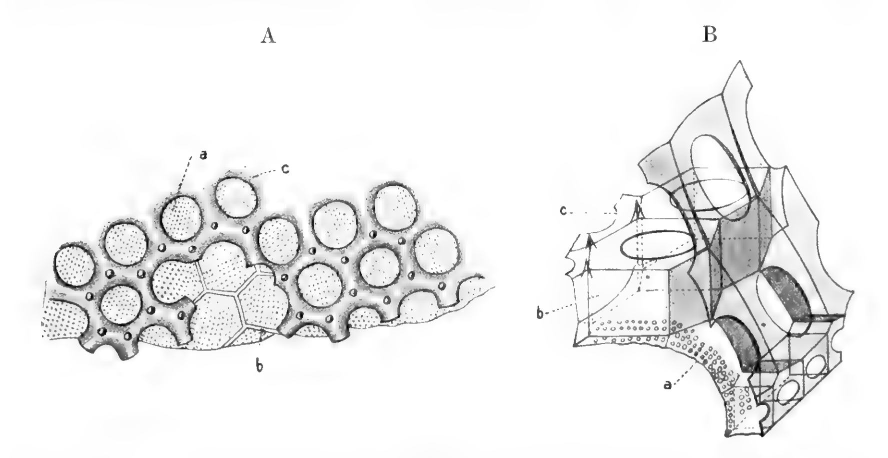


Fig. 34. A Bruchstück von *Triceratium favus* (1200-fach vergr.). *a* kontinuierliche Zellhaut, *b* ein nach außen vorragendes Leistensystem, *c* horizontal überragende Bänder. (Nach Müller.)
B Stück des Schalenrandes von *Triceratium favus*. Bezeichnung wie in A.

Schütt (206—209) auch hier als für den Austritt von Plasma bestimmte Oeffnungen ansieht, so daß das Zustandekommen der zentrifugalen Wandverdickungen verständlich würde. Alle die geschilderten Strukturverhältnisse treten an der beistehenden Fig. 34 sehr deutlich hervor.

Wie schon erwähnt wurde, hatte Kützing (l. c.) seinerzeit die Ansicht ausgesprochen, und zwar gerade mit Rücksicht auf die Diatomeen-Schalen, daß die Kieselsäure hier unmittelbar formbildend auftrete und nicht etwa nur als „Inkrustation" Bedeutung habe. Wir dürfen heute mit aller Sicherheit das Gegenteil behaupten. Immerhin mögen die an sich sehr interessanten Beobachtungen nicht unerwähnt bleiben, welche schon vor vielen Jahren Max Schultze (202) veröffentlicht hat, indem er auf die Aehnlichkeit hinwies, welche gewisse aus Fluorkiesel künstlich darstellbare Kieselhäutchen hin-

sichtlich ihrer Struktur mit manchen Diatomeenschalen (*Pleurosigma, Coscinodiscus*) zeigen. Namentlich der *Pleurosigma*, dem berühmten Test-Objekt, gleichen manche jener Kieselhäutchen so sehr, daß auf den ersten Blick eine vollständige Uebereinstimmung zu herrschen scheint und der Gedanke aufkommen könnte, daß die vielen Diatomeen übereinstimmend zukommende Skulptur der Oberfläche nicht sowohl auf besonderen organischen Bildungsprozessen, sondern vielmehr auf der Abscheidung von Kieselsäure unter ähnlichen physikalischen Bedingungen beruhe, wie sie bei der Entstehung jener Häutchen angenommen werden müssen. „Und wenn sich Kristallisation als letzter Grund nachweisen ließe, so wäre das Rätsel gelöst“ (M. Schultze).

„Uebergießt man eine Mischung von Flußspatpulver und Sand mit konzentrierter H_2SO_4, so entwickelt sich schon bei gewöhnlicher Temperatur alsbald Fluorkieselgas, wie aus den aufsteigenden weißen Dämpfen ersichtlich ist. Die Dämpfe verdanken ihre weiße Farbe der feinverteilten Kieselerde, die durch Zersetzung des Fluorkiesels mit dem Wasser der atmosphärischen Luft entsteht. Läßt man sie an einem festen Körper vorbeistreichen, so hängt sich ein Teil der Kieselerde als weißes feines Pulver diesem an.“ Bei mikroskopischer Untersuchung findet man in solchen schneeartigen Massen vielfach

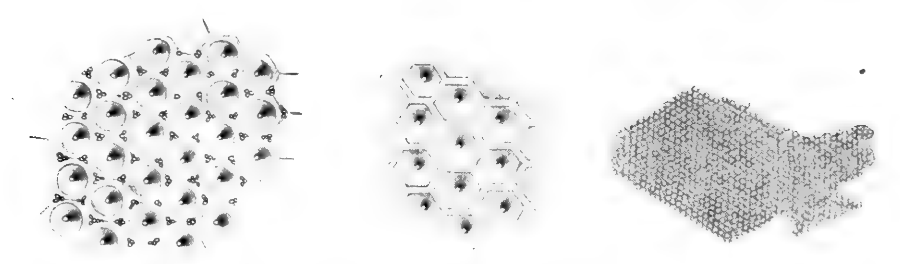


Fig. 35. Verschiedene durch Zersetzung von Fluorkiesel in feuchter Luft erhaltene Kieselmembranen, deren Oberflächenrelief an die Struktur der *Pleurosigma*-Schalen erinnert. (Nach Max Schultze.)

dünnwandige Blasen von verschiedener Gestalt, die beim Zerbrechen Blättchen liefern, auf deren konvexer Oberfläche jene eigentümlichen Skulpturen zu sehen sind. In der Regel handelt es sich um kleine spitze Höcker in oft äußerst regelmäßiger Verteilung, die dann bei entsprechender Vergrößerung täuschend das Bild der Flächenansicht von *Pleurosigma* nachahmen (Fig. 35). Bei genauerer Untersuchung stellt sich aber sehr bald heraus, „daß die Reliefverhältnisse sowohl der gröber wie der feiner gezeichneten Diatomeenpanzer, wenn sie auch bei oberflächlicher Betrachtung denen der aus Fluorkiesel dargestellten Häute verwandt scheinen, doch ganz abweichender Natur sind“. Ein Vergleich ist schon deswegen ganz ausgeschlossen, weil es sich letzterenfalls um Erhöhungen, bei den Diatomeen aber um von Leisten umschlossene Vertiefungen handelt.

Soweit Erfahrungen vorliegen, scheint es, daß die Bildung von Kieselschalen einzelliger, resp. Membran-Kieselskeletten höherer Pflanzen stets auf der Basis einer organischen, die Form und Struktur der Schalen oder Skelette in allen Details sozusagen vorzeichnenden Grundlage geschieht. Es handelt

sich demnach nicht sowohl um eine Bildung von Kieselskeletten, sondern vielmehr um eine nachträgliche Verkieselung (Inkrustation) organischer Skelette oder Zellhüllen. Daß dies auch für Diatomeenschalen Geltung hat, zeigten schon BAILEY (14) und v. MOHL (l. c.) durch Lösung der Kieselsäure mit Hilfe von Flußsäure. Der letztere fand Fäden von *Melosira arenaria* nachher „scheinbar ganz unverändert, indem ihre Membranen die Form und die kleinen Zeichnungen des Kieselpanzers vollkommen bewahrt hatten, statt aber fest und brüchig zu sein, bestanden sie aus einer weichen, biegsamen, beim Eintrocknen stark verschrumpfenden organischen Membran“. Diese sollte nach WEISS aus Cellulose bestehen, doch hat sich diese Angabe in der Folge nicht bestätigt. Nach neueren Untersuchungen von MANGIN (133) soll die organische Grundlage der Schalen aus einem Pektinstoff bestehen, der mit der Kieselsäure überall aufs innigste verbunden ist und außerdem auch auf der Oberfläche eine äußere Pektinhaut bildet, die sehr häufig verschleimt und dann einen gallertigen Ueberzug der Zellen bildet.

Nach der herrschenden Anschauung bestehen die nach dem Glühen übrig bleibenden Kieselskelette der Pflanzenzellen aus der leichter angreifbaren amorphen Modifikation der Kieselsäure. Der Brechungsexponent wurde durch Beobachtungen des optischen Verschwindens der Skelette in verschiedenen flüssigen Medien zu 1,434 bestimmt, was etwa mit dem (amorphen) Hyalin übereinstimmt, während der (kristallinische) Quarz 1,55 zeigt. Da aber die Kieselskelette nach v. MOHL (l. c.) doppelbrechend sind, so muß es sich doch wohl um kristallinische Kieselsäure handeln.

Ganz im Gegensatz zu CRÜGER (48), welcher den Satz aufstellte, daß „die lebende Zelle sich nicht verkieselt“, wird man daher den Membranverkieselungsprozeß nach allem Mitgeteilten auf dieselbe Stufe mit der Verholzung, Verkorkung und Cuticularisierung stellen müssen, womit aber keineswegs gesagt sein soll, daß, wie seinerzeit v. MOHL meinte, vollständig verkieselte Zellmembranen noch zu wachsen vermögen. Mit dieser Frage hat sich unter anderem MILIARAKIS (141) beschäftigt und an den benützten Objekten (Haare von *Deutzia*, *Morus* und anderen Pflanzen) festgestellt, daß die Verkieselung derselben erst nach dem vollendeten Wachstum ihrer Wandungen beginnt. Diese Ergebnisse erschienen um so bemerkenswerter, als auch das Hauptargument v. MOHLS, die angebliche Wachstumsfähigkeit der verkieselten Diatomeenschalen im Laufe der Zeit sich als nicht stichhaltig erwiesen hatte. Was v. MOHL seinerzeit als Wachstum des Kieselpanzers ansah, entpuppte sich später als eine Verbreiterung der Zelle nicht durch Membranwachstum, sondern durch Vergrößerung des Abstandes der beiden Schalenhälften infolge Auseinanderweichens der Gürtelbänder, so daß sich die letzteren während der Teilung nur noch mit einem schmalen Streifen berühren. Die Schachtel wird sozusagen geöffnet und Deckel und Schachtelboden bilden die äußeren Schalenhälften der beiden Teilindividuen, während die inneren vom Protoplasten neu gebildet werden müssen (Fig. 36). Erst etwas später sieht man ringsum am Rande der neuen Schale auch ein neues Gürtelband; dasselbe ist somit von Anfang an vom ererbten älteren umschlossen und mit ihm nicht in organischem Zusammenhang. Mit diesem eigenartigen Teilungsmodus hängt nun die sehr bemerkenswerte Tatsache

zusammen, daß die Diatomeen bei sukzessiver Teilung immer kleinere Individuen erzeugen, was gegen Wachstum verkieselter Zellhäute spricht. „Die eine Tochterzelle erbt von der Mutterzelle die größere, mit ihrem Gürtelband umfassende Zellhauthälfte, die andere Tochterzelle übernimmt dagegen die kleinere, früher umschlossene Hälfte der Membran der Mutterzelle. Da nun die neu gebildeten Schalen usw. im Innern der ererbten Gürtelbänder entstehen, so müssen sie etwas kürzer und schmäler sein und bestimmt überhaupt allein die Länge der von der Mutterzelle übernommenen Schale die Länge der Tochterzelle. Daraus folgt weiter, daß bei jeder Teilung die größere der beiden entstehenden Tochterzellen genau ebenso lang ist, als die Mutterzelle war, während die andere etwa um die doppelte Dicke des Gürtelbandes kürzer ist. Denken wir uns nun, daß beide Tochterzellen sich von neuem teilen, so erhalten wir vier Enkelzellen, von welchen nur eine die Erbin der größeren Schalenhälfte ihrer Großmutter mit dieser gleiche Länge hat, während die drei anderen kleiner sind usw. Setzen wir voraus, daß ein Längenwachstum der Schalen nicht stattfindet, so folgt, daß, je öfter die Teilungen sich wiederholen, um so kleiner die durchschnittliche Länge der Zellen wird. Unter 1000 Nachkommen ist nur ein einziges Exemplar ebenso lang wie das ursprüngliche, eines um die 20-fache Gürtelbanddicke kürzer, die meisten Zellen haben mittlere Dimensionen. Wenn die Teilungen in großer Zahl einander folgen, so muß schließlich ein zwerghaftes Geschlecht entstehen“ (Pfitzer, l. c.). Dem wirkt, wie es scheint, die Sporenbildung entgegen, deren charakteristischer Zug es ist, „daß dabei aus kleineren Exemplaren erheblich größere entstehen (Auxosporen)“. Gegen ein Längenwachstum spricht aber vor allem die Tatsache, daß die Zahl der Riefen, welche auf eine bestimmte Längeneinheit gehen, bei großen und kleinen Exemplaren nur sehr geringen Schwankungen unterliegt.

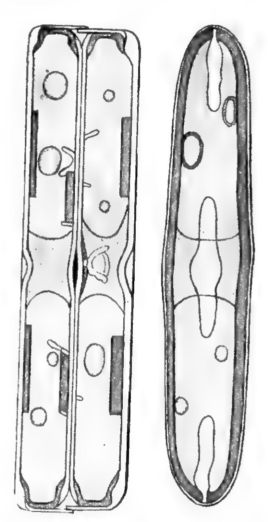


Fig. 36. *Pinnularia viridis* unmittelbar nach der Zellteilung. Links Gürtel-, rechts Schalenansicht.

Gegen die Annahme, daß verkieselte Membranen nicht mehr zu wachsen vermögen, hat Kohl (l. c.) eingewendet, daß nach seinen Erfahrungen in der Asche ganz junger Blattorgane (*Fagus*, *Ribes* u. a.) sich das Vorhandensein von Kieselsäure durch Behandlung mit Fluorwasserstoff nachweisen lasse (Bildung der charakteristischen Kristalle des Kieselfluornatriums, resp. Kaliums, aus der Asche), indessen handelt es sich hier offenbar um noch nicht vollständig verkieselte Membranen und andererseits ist es bekannt (vgl. oben), daß gelöste Kieselsäure in vielen Pflanzensäften vorkommt.

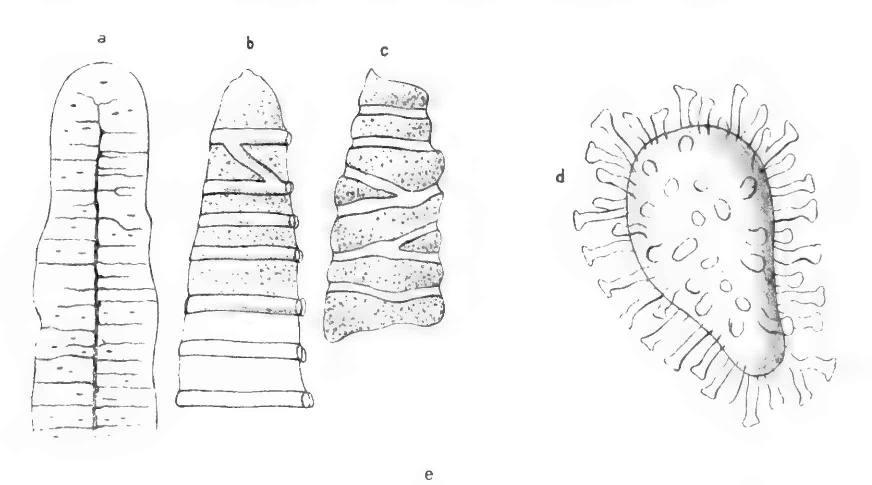
b) Kieselkörper im Zellinhalt (Kieselkerne).

Es war bisher nur von Fällen die Rede, wo die Kieselsäure als „Inkrustation“ pflanzlicher Zellmembranen auftritt, doch kann

es auch zur Bildung oft sehr merkwürdig gestalteter Kieselkörper im Innern von Zellen kommen.

Die ersten hierhergehörigen Beobachtungen stammen aus dem Jahre 1857 und wurden von Crüger (l. c.) an den Zellen des Rindenparenchyms der westindischen Chrysobalanee *Moquilea* (el canto) gemacht. Es handelt sich dabei um doppeltbrechende, opalisierende Körper, welche, oft in die feinsten Tüpfelkanäle eindringend, gleichsam Abgüsse der sie enthaltenden Zelllumina darstellen (Fig. 37). Nach Kohl (l. c.) geht die Erfüllung der Zellen mit Kieselsäure schon während des Lebens vor sich, erstreckt sich dann auch auf die Membranen, so daß der Aschengehalt von 21,3 Proz. bei junger Rinde auf 30,8 Proz. bei der alten steigt, der Kieselsäuregehalt der letzteren aber bis 96,3 Proz. der Asche ausmachen kann. Alle Zellen, mögen sie nun geformt sein wie sie wollen, verkieseln so, daß das Lumen von außen nach innen sich mit Kieselsäure füllt. Diese ist zunächst porös, wird aber bald von außen her massiv und glasartig durchsichtig. Die Zellmembranen verkieseln stets zuletzt, so daß man vielfach die isolierten Kerne darstellen kann. Die Ausfüllungen der Tüpfelkanäle erscheinen als nach allen Seiten ausstrahlende Zapfen. Durch Glühen erhalten viele dieser Kieselkonkremente die Eigenschaft, bei auffallendem Licht opalartig in den prachtvollsten Farben zu schillern.

Ganz ähnlichen Kieseleinschlüssen begegnet man, wie Cario (37) fand, in den Zellen einer kleinen Podostemacee (*Tristicha hypnoides*), welche an der Westküste Guatemalas in Bächen wächst. Sowohl in den Epidermiszellen der Oberseite, als auch in den subepidermalen Zellen und in der Blattmittelrippe, ja sogar in den Wurzelhaaren des sogenannten Thallus des moosähnlichen Pflänzchens finden sich kompakte, stark lichtbrechende (doppeltbrechende) Kieselkörper, welche an ihrer Oberfläche sehr mannigfache Skulpturen in Form ringförmiger oder spiralig ver-



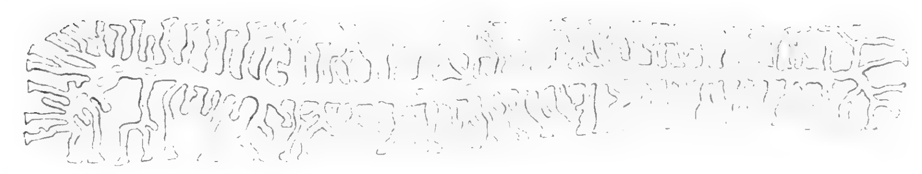


Fig. 37. El Canto-Rinde (*Moquilea*). Verkieselte Bastzelle (a), die Kieselsubstanz als Abguß des Zellumens und der Porenkanälchen schwarz, b und c Kieselkerne aus Gitterzellen, d und e Kieselkerne poröser Zellen. (Nach Crüger.)

laufender oder wohl auch netzartig verbundener Leisten und Vorsprünge tragen. Mitunter sind sie durchbohrt oder unregelmäßig ausgehöhlt. Allen diesen Einzelheiten des Reliefs schmiegt sich die Membran der umschließenden Zelle auf das genaueste an (Fig. 38). Nach Warming (246), welcher im selben Jahr die Kieselkörper im Vegetationskörper verschiedener Podostomaceen beschrieb, ist das Innere derselben meist porös, die Peripherie homogen. Die erwähnten oft höchst charakteristischen Skulpturen lassen sich, wie Kohl (l. c.) gezeigt hat, vielfach ganz unzweifelhaft auf die Berührung mit Inhaltskörpern oder Unebenheiten der Innenwand der betreffenden Zellen zurückführen. So erkennt man bisweilen deutlich die Abdrücke von Chlorophyllkörnern (Fig. 38b, c) in Form von Grübchen oder es entstehen entsprechende Lücken durch Stärkekörner. Es kann wohl kein Zweifel bestehen, daß auch die Spiralleisten durch so angeordnete Verdickungen der Zellwand bedingt wurden, obschon dies von Kohl ausdrücklich geleugnet wird. Man wird deshalb freilich nicht an ein „aktives Ausgestaltungsvermögen" der betreffenden Kieselkörper zu denken brauchen oder gar zur Erklärung der Spiralleisten an der Oberfläche, denen angeblich weder am Plasmakörper, noch an der Zellwand etwas

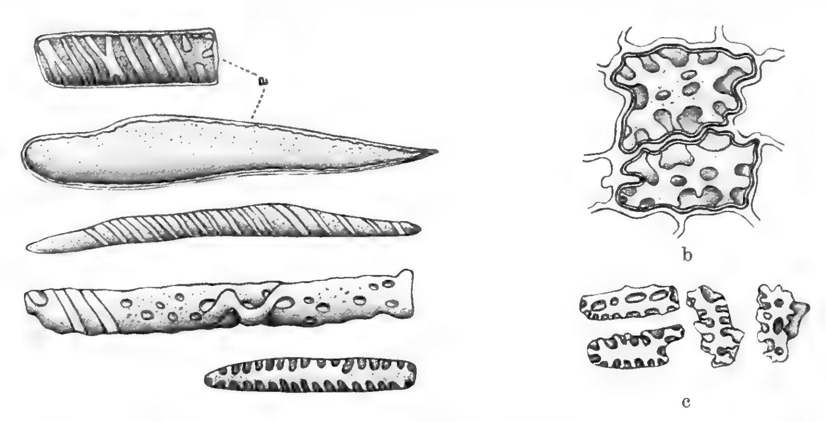


Fig. 38. *Tristicha hypnoïdes.* Verschiedene Thalluskiesel (*a* noch in der Zelle), b Kieselkörper in Zellen aus der Umgebung der Blattmittelrippe, c aus der Blattlamina (Abdrücke von Chlorophyllkörnern). (Nach Cario.)

Aehnliches entspricht, „einen den Kieselkörpern innewohnenden nisus formativus" supponieren, um so weniger, als Kohl selbst auf Grund seiner Beobachtungen leugnet, daß eine organische Grundlage vorhanden ist. Die Kieselkörper werden unter allen Umständen geformt, sei es durch die räumlichen Verhältnisse der Umgebung, indem sie Abdrücke oder Abgüsse des Zellumens darstellen, oder durch spezifische Eigenschaften des umgebenden Plasmas, in dessen Mitte sie entstehen und wachsen. Sie stellen typische geformte Sekrete dar.

Leider sind wir über die Entstehung der merkwürdigen Bildungen nicht genügend unterrichtet. Nach Cario (l. c.) entstehen sie als hyaline, stark lichtbrechende Massen, die erst sichtbar werden, wenn sie einen Teil des Plasmas verdrängt und vielleicht schon sekundäre Entwicklungen erfahren haben. Vorher erscheinen sie als stark lichtbrechende Stellen oder konturlose Massen; später bekommen die jungen Körper schärfere Umrisse und zeigen eingeschlossene Gasbläschen. Nach Warming (l. c) beginnt die Entwicklung der Kieselkörper in der Mitte der Zelle, während Strasburger in den Blattzellen von *Mniopsis Wedelliana* die Verkieselung stets an der Wand beginnen

sah, so daß das Lumen der Zelle entsprechend verengt wird. Nach begonnener Kieselablagerung ist das noch vorhandene Plasma sowie der Kern stets im restierenden Zellumen nachweisbar. Bei weiterer Verengerung desselben wird das Plasma stark lichtbrechend und könnte für den Kieselkörper selbst gehalten werden. Schließlich ist im Lumen nur noch der spindelförmige Kern zu sehen. Auch nach KOHL bleibt der Kern während der Ausbildung der Kieselkörper lange erhalten und beeinflußt angeblich die Gestalt desselben (? B.). Häufig liegt der junge Kieselkörper neben dem Zellkern (KOHL, l. c., Taf. 5, Fig. a und p. 253) und drückt ihn bei seiner Vergrößerung irgendwo an die Zelleninnenwand an. Oefter noch findet man den Kern, wie es schon SACHS angab, im Zentrum des Kieselkörpers (l. c. Fig. d, e, f), manchmal noch von Plasmaresten umgeben. Wie CARIO findet auch STRASBURGER, daß die Kieselkörper bei ihrer Anlage ganz homogen, ohne die spätere Form, erscheinen.

Der Vergleich verschiedener Entwicklungsstadien führte STRASBURGER (233) zu der Ueberzeugung, „daß der junge Kieselkörper zunächst in den Alkoholpräparaten im gequollenen Zustand vorliegt und seine eigentliche Struktur erst sichtbar wird, nachdem er seine Quellungsfähigkeit einbüßte“ (? B.). Die Struktur des fertigen Zustandes sei eine poröse. Der Umstand, daß das zentrale Plasma während der Ausbildung des Kieselkörpers schwindet, erweckt die Annahme, daß in den Aufbau des letzteren organische Substanz miteingeht. Doch scheint bei Behandlung mit Flußsäure ein Skelett nicht zurückzubleiben. Nach STRASBURGER handelt es sich, ähnlich wie er es bei der Cellulosebildung annimmt, um eine Umwandlung des Plasmas an der Oberfläche mit gleichzeitiger Einlagerung von Kieselsäure. „Vielleicht liegt hier Bildung von sehr quellbarer Cellulose vor, in welche die Kieselsäure eintritt.“ Dadurch würden, wie STRASBURGER bemerkt, diese Bildungen mit anderen verkieselten Pflanzenmembranen in Verbindung treten und von denselben nur durch die geringe Menge der vorhandenen Cellulose sich unterscheiden. Das fast völlige Obliterieren des Zelllumens, sowie der Schwund des Plasmas bei Bildung der Kieselkörper hätte ein Analogon in der starken Verdickung der Wände und dem Verbrauch allen Plasmas in vielen anderen Zellen.

KOHL leugnet jede Spur organischer Substanz in den Kieselkörpern und glaubt, daß ihre erste Anlage in verschiedener Weise erfolgen kann. Entweder erscheinen die Kieselkörper, wie schon CARIO für *Tristicha hypnoides* und STRASBURGER für *Mniopsis* angaben, zuerst als stark lichtbrechende konturlose Massen oder aber von vornherein als schwammig poröse, glatt konturierte Gebilde. Im ersteren Falle treten später die Umrisse schärfer hervor und der ganze Kieselkörper bleibt glasklar oder er wird im Innern porös; im zweiten Falle wächst er durch Anfügung einer gleichmäßig klaren Randzone (KOHL).

Ein besonderes Interesse beanspruchen mit Rücksicht auf die uns hier beschäftigenden Fragen die geformten Kieselkörper in gewissen die Bastfasern begleitenden und ihnen dicht anliegenden Zellen (Deckzellen, Stegmata) vieler Orchideen, Scitamineen und Palmen. Bei den ersteren handelt es sich in der Regel um Gebilde von der Form eines Hütchens (Fig. 39), welches das Lumen der Zelle, die, von der Seite gesehen, die Form einer bikonvexen Linse zeigt, fast ganz ausfüllt. Zellkern und Plasma verschwinden während

der Ausbildung des Kieselkörpers völlig. Dieser ist in der Deckzelle immer so orientiert, daß die scheibenförmige Basis der Bastfaser anliegt (Fig. 39), das konisch stumpfe Ende aber der unverdickten Zentralpartie der Deckzellenaußenwand. Sehr bemerkenswert ist die Lage der Deckzellen, indem sie in der Regel mit ihren dünnen Membranstellen an Intercellularräume grenzen (Fig. 39). Aehnliche hütchenförmige Kieselkörper finden sich unter den Scitamineen bei *Maranta* und *Phrynium*, während sie bei *Canna*, *Strelitzia* und *Ravenala* mit Stacheln besetzte Kugeln darstellen (Fig. 39, 6) und ganz frei in der Zelle liegen, bei *Musa* wieder die ganze Zelle gleichmäßig ausfüllen bis auf einen kleinen Hohlraum, welcher den Kern umschließt (Fig. 39, 3). Die Deckzellen der Palmen enthalten Kieselkörper, die mit wenig Ausnahmen warzige Oberfläche und Kugelform haben (Fig. 39, 5), seltener stellen sie Hütchen dar, die bei *Caryota Cumingi* mit ringförmigen Wülsten geschmückt sind (Fig. 39, 9).

Das erste Auftreten der Kieselkörper in den Deckzellen der Orchideen und Palmen charakterisiert dieselben als typische „geformte Sekrete“ und erinnert sehr an die später zu schildernde Bildung der zum Gehäusebau verwendeten Kieselplättchen im Weichkörper mancher Süßwasser-Rhizopoden. In den jungen noch plasmareichen Zellen erscheint neben dem großen Zellkern zunächst ein stark lichtbrechendes Kügelchen von bläulich-weißem Glanze, eben der junge Kieselkörper, der nun allmählich heranwächst und seine typische Form annimmt (39, 4). Er besteht nach Kohl aus reiner Kieselsäure ohne jede organische Grundlage. Sowohl jugendliche wie ältere verhalten sich passiv gegen Reagentien, sie bleiben farblos mit Jodpräparaten und hinterlassen nach Behandlung mit Flußsäure keinen Rückstand. Ihre charakteristische Form und Skulptur tritt schon zu einer Zeit auf, wo sie noch frei und rings von Plasma umgeben sind (Fig. 39, 11—13), so daß es den Anschein gewinnt, daß im Gegensatz zu den Kieselkernen der el Canto-Rinde und der Podostemaceen nicht die Zellen die von ihnen umschlossenen Kieselkerne, sondern umgekehrt diese jene modellieren. Es muß daher hier, wie in den meisten Fällen bei tierischen Skelettbildungen, ein unmittelbar formender Einfluß des lebenden Plasmas der Bildungszellen angenommen werden.

c) Tabaschir.

Von großem Interesse namentlich mit Rücksicht auf die wichtige Frage nach der feineren Struktur der von Pflanzen abgeschiedenen Kieselsäure, die ja wahrscheinlich immer zunächst die Beschaffenheit einer weichen Gallerte (eines „Gels“) besitzen dürfte, die wahrscheinlich das Plasma verdrängt resp. ersetzt und nach dem Festwerden vielfach eine poröse (wabige) Beschaffenheit erkennen läßt, sind jene eigentümlichen, oft riesigen, aus fast chemisch reiner Kieselsäure bestehenden Konkremente, welche frei in den Internodialhöhlen älterer Halme von *Bambusa arundinacea* vorkommen und unter dem Namen „Tabaschir“ seit alter Zeit bekannt und im Orient als Heilmittel geschätzt sind.

„Das Tabaschir bildet walzig-eckige Stücke von Sandkorn- bis Walnußgröße. Härte, Durchsichtigkeit, Glanz und Farbe sind außerordentlich verschieden. Es kann erdig, kreideartig, wie Speckstein ritzbar, fettigschimmernd sein, ist meist

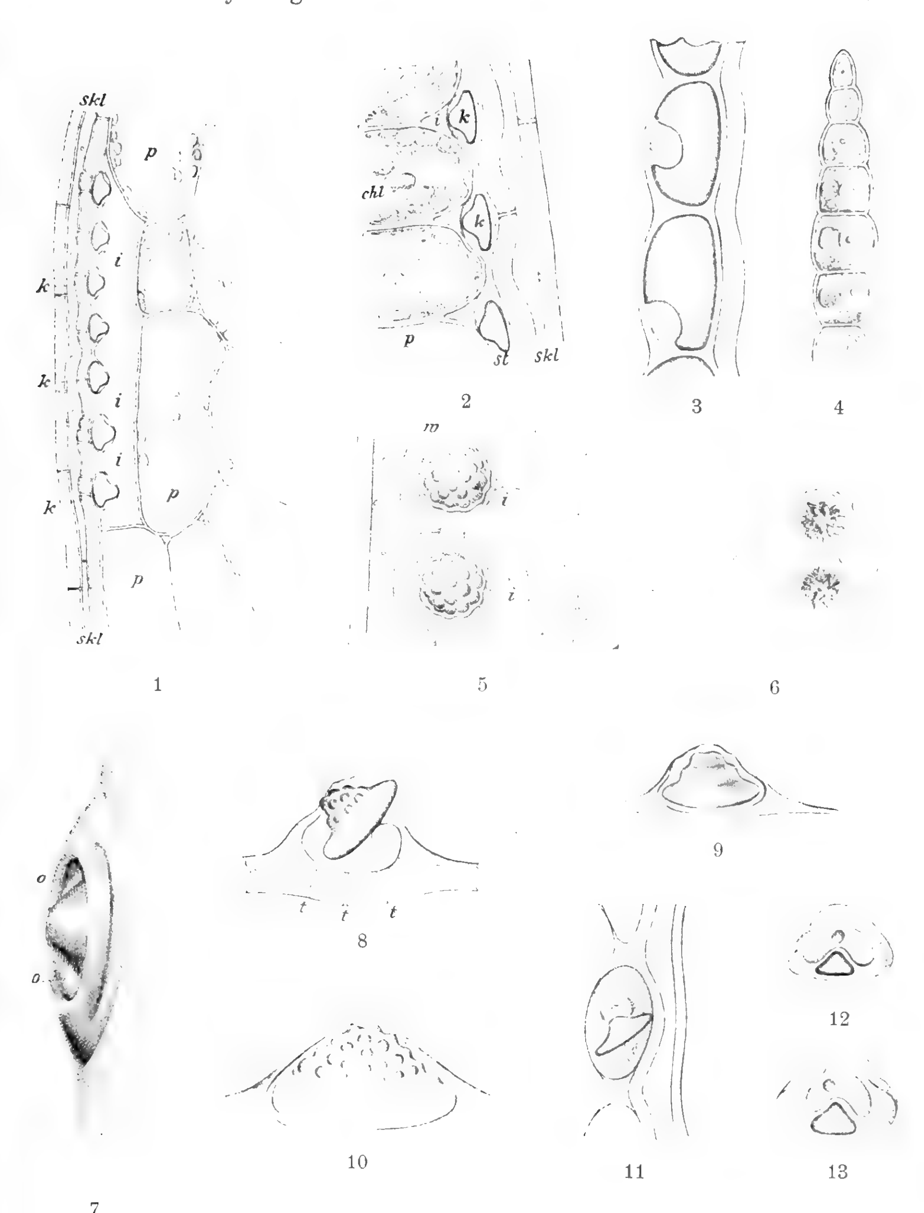


Fig. 39. Deckzellen (Stegmata) verschiedener Pflanzen. 1 Längsschnitt durch einen Deckzellenzug aus dem Blatte von *Bifrenaria Harrisoni*. An die Bastfaser (*skl*) grenzt der Zug der Stegmata mit den Kieselkörpern (*k*); denselben entspricht ein großer Intercellularraum (*i i i*). 2 Aehnliches Präparat aus dem Blatt von *Stanhopea oculata*). 3 Deckzellen von *Musa paradisiaca*. 4 Junge Deckzellenreihe mit sich entwickelnden Kieselkernen. 5 Zwei Deckzellen mit wurzigen Kieselkörpern von *Sabal Adansoni* (Palme). 6 Zwei Deckzellen mit stacheligen Kieselkörpern von *Canna iridiflora*. 7 Halbschematische Darstellung einer Deckzelle von Epidendron mit der ringförmig stark verdickten Basis und dem eingeschlossenen Kieselhütchen. Um letzteres deutlicher hervortreten zu lassen ist die dünne Deckmembran über *o o* nicht dargestellt. 8 und 10 Deckzellen von *Lycaste xytriophora*. 8 Mit halbherausgefallenem Kieselkern. 9 Deckzelle mit geschichtetem Kieselkörper von *Caryota Cumingi*. 11—13 Junge, in Entwicklung begriffene Kieselkörper. (Nach KOHL.)

sehr spröde und zerbrechlich, läßt sich mit dem Messer schneiden wobei die Schnitte sofort in dünne glasähnliche scharfe Splitter zerfallen. Durch Glühen calciniertes Tabaschier ist härter und opalartiger oder von milchglasähnlicher bläulichweißer Farbe, während das rohe bräunlich, rötlichgelb, schmutziggrau bis schwarz erscheint" (F. G. Kohl). „Mit der ungewöhnlich großen Menge Wasser, welche junge Bambuswurzeln einsaugen, werden auch bedeutende Mengen Kieselsäure aufgenommen, von welchen ein Teil in den Membranen deponiert wird, denn ein Bambusrohr, das über 28 Proz. Kieselsäure in der Asche enthält, führt so viel SiO_3 in den Zellwänden, daß das Skelett eines Stückes desselben beinahe die ursprüngliche Form und Struktur beibehält. Ein anderer Teil wird in Wasser gelöst durch den Wurzeldruck in die Internodialhöhlen gepreßt, die oft an jungen Stengeln von Wasser ganz erfüllt sind. Später resorbiert bei gesteigerter Transpiration die Pflanze dieses Wasser mit den darin gelösten Salzen wieder, während die kolloïdale SiO_3, durch Dialyse gereinigt, unter dem Einfluß wahrscheinlich von Kohlensäure gelatiniert. Es hat die Grundmasse des Tabaschir danach beim Entstehen eine weiche gallertige Konsistenz, weshalb es möglich ist, daß man auch später nach der Erhärtung noch parenchymatöse Gewebsfragmente, Pilzhyphen und Mikrokokken darin entdecken konnte" (Cohn).

Die Erscheinungen, welche das Tabaschir beim Befeuchten und nachherigen Eintrocknen zeigt, sind schon mehrfach Gegenstand der Untersuchungen gewesen (Cohn, 40; v. Bemmelen, 16—18; Bütschli, 29, 35). Wie ein künstlich dargestelltes Gel der Kieselsäure erscheint auch das Tabaschir nach völliger Durchtränkung mit Wasser, wovon es mehr als 100 Proz. aufnimmt, glasartig durchsichtig, wird aber beim Verdunsten wieder trübe ja sogar kreideweiß und bei weiterem Trocknen abermals ganz durchsichtig. Wirft man das trockene Gel in Wasser, so zerspringt es explosionsartig in kleine Stücke. Alle Forscher sind einig bezüglich der Porosität des Kieselsäuregels. Während aber die älteren Untersucher meist eine sehr feine Struktur annahmen, kam Bütschli in einer sehr umfassenden Arbeit (29) zu dem Ergebnis, daß das trockene Gel der Kieselsäure Hohlräume von mikroskopischer, also direkt sichtbarer Größe besitzt. Van Bemmelen (l. c.) bezeichnete den Eintritt des Opakwerdens auf einem gewissen Stadium des Eintrocknens als den „Umschlag" und hält es für eine „Umwälzung im Bau", eine Veränderung des molekularen (resp. mizellaren) Aufbaues der Gallerte. „Die Kolloïdteilchen ziehen sich auf einmal stärker zusammen und gehen in einen festeren Zustand über". Das Durchsichtigwerden beim weiteren Austrocknen beruhe darauf, „daß die Kolloïdteilchen und die Micellen sich wieder regelmäßig nähern, so daß allmählich die leeren Räume verschwinden und das Gel wieder homogen und durchscheinend wird".

Bei der Wasseraufnahme sollen aber umgekehrt „die Interstitien sich wieder vergrößern und die leeren Räume mit Wasser füllen". Bütschli sah nun beim Weißwerden plötzlich „eine sehr deutliche feinwabige Struktur hervortreten, die bei weiterem Austrocknen rasch blasser wird und bald ganz verschwindet". Er erklärt dies durch die Annahme, „daß die Wände, welche die Hohlräume (deren Durchmesser er zu 1—1,5 μ bestimmte) trennen, an sich so dünn sind (0,2—0,3 μ), daß sie mikroskopisch nicht wahrgenommen werden können, obgleich sie ein erhebliches Brechungsvermögen besitzen (nach Brewster für Tabaschir 1,500). Beim Austrocknen solch feinwabig strukturierter Körper entsteht nun in jedem Hohl-

räumchen ein Gas(Luft)-Bläschen. Der Rest des noch vorhandenen Wassers bedeckt demnach die Wände der Hohlräumchen, welche also durch das gegenüber Luft immerhin stark brechende Wasser gewissermaßen verdickt und deshalb sichtbar werden. Sie sind dann so lange sichtbar, bis die sie bedeckenden Wasserschichten so dünn geworden sind, daß die Gesamtdicke von Kieselwand und Wasserschichten nicht mehr zur Sichtbarkeit ausreicht."

Dieser Auffassung BÜTSCHLIS trat ganz neuerdings ZSIGMONDY (264) entgegen. Er weist darauf hin, daß ein lufterfüllter Schaum von Kieselsäure bei so großer Heterogenität ganz opak weiß erscheinen müßte. Die ultramikroskopische Untersuchung zeigt nun, daß die trockenen Hydrogele zuweilen deutliche Submikronen (Teilchen, die ultramikroskopisch sichtbar sind) enthalten, zuweilen aber fast optisch leer sind. Auch die Umschlagserscheinungen wurden mit dem Ultramikroskop studiert. Ein klares trockenes Gel mit lichtschwachen Submikronen erscheint nach Sättigung mit Benzol vollkommen klar und optisch leer. Bei Verdunsten des Benzols trat erst ein schwacher, dann immer stärker werdender Lichtkegel auf. Danach erschienen zahlreiche Submikronen von großer Helligkeit und schließlich verblaßte der Lichtkegel wieder. Die Heterogenität der Verteilung ist also äußerst fein. Die Erscheinung des Umschlags erklärt sich nach ZSIGMONDY folgendermaßen: wegen der Feinheit der Hohlräume ist die Kieselsäureluftmischung des trockenen Gels ebenso wie die Kieselsäurebenzolmischung des mit Benzol gesättigten Gels der Hauptsache nach amikroskopisch und erscheint optisch leer. Beim Eintrocknen des Benzolgels werden unzählige winzige Hohlräumchen mit einem Benzolluftgemisch erfüllt. Diese Gasblasen dehnen sich mehr und mehr aus und verbreiten sich durch die amikroskopischen Kanäle. In dem ursprünglichen Benzolkieselsäuregemisch entstehen immer größer werdende Partien des Gemisches Gaskieselsäure von anderem Brechungsquotienten als jenes. So stellt also der von BÜTSCHLI beobachtete Wabenbau nicht die wahre, feinste Struktur des Gels der Kieselsäure dar, sondern das Bild einer gröberen Heterogenität. Die Hohlräume BÜTSCHLIS bestehen im wesentlichen aus gaserfüllter Kieselsäure, die Wabenwände aus benzolgetränkter Kieselsäure. Diese selbst ist aber noch ein Konglomerat von Kieselsäureamikronen, das von ebenfalls amikroskopischen Hohlräumen durchsetzt ist (ZSIGMONDY).

2. Aufnahme der Kieselsäure.

Nichts ist wohl besser geeignet, darzutun, welche gewaltige Mengen von Kieselsäure von gewissen Pflanzen aufgenommen und gespeichert werden, als gerade die Tabaschirknollen im Verein mit der auch sonst in den Geweben von *Bambusa* so sehr hervortretenden Verkieselung. In welcher Form gelangt nun die Kieselsäure in die Pflanze? Da dieselbe an sich unlöslich ist, wohl aber mit den Alkalimetallen lösliche Salze bildet, so dürften wohl hauptsächlich solche Silikate durch die Wurzeln aufgenommen werden, wofür auch der Umstand zu sprechen scheint, daß kieselsäurereiche Pflanzen oft auch große Mengen Kali enthalten. Wenn LANGE (121) bei Untersuchung des wässerigen Auszuges von *Equisetum* zu dem Schluß kam, daß die Kieselsäure in

keiner anderen Form als in der einer sehr verdünnten Kieselsäurehydratlösung in der Pflanze enthalten sein könne, so kann dies ganz wohl der Fall sein, ohne daß man deswegen anzunehmen braucht, daß sie auch in der gleichen Form aus den Boden aufgenommen wird, was wegen der kolloïdalen Natur jener Lösung wohl kaum anzunehmen ist. Von dem Kieselgehalt sehr vieler Pflanzensäfte kann man sich nach Kohl (l. c. p. 302) leicht überzeugen, wenn man Flußsäure auf jene einwirken läßt und dadurch die Bildung von Kieselfluornatrium resp. Kalium hervorruft, welche Salze sich an ihren charakteristischen Kristallformen leicht und sicher erkennen lassen.

Hoppe-Seyler (96a) hält es für wahrscheinlich, daß Spaltpilze Kieselsäure aufzuschließen, d. h. in lösliche Kieselsäure überzuführen vermögen und hierdurch nicht allein die Lebensvorgänge der ihnen vielfach benachbarten Diatomeen, sondern auch der höheren Pflanzen unterstützen oder gar ermöglichen. Von Flechten ist es bekannt, daß sie Silikate rasch und energisch angreifen. Granat wird schnell zu einer lehmähnlichen gelben feinkörnigen Masse zersetzt, auch Glimmerschiefer wird rasch angegriffen. Dagegen scheint Quarz völlig widerstandsfähig zu sein. Die chemische Einwirkung der Flechten auf Silikate scheint durch die in der Nähe des Flechtengewebes stattfindende vermehrte Abgabe von O und CO_2 bedingt zu sein (Bachmann, 13). Was die Diatomeen betrifft, so haben die interessanten Züchtungsversuche von O. Richter (192) gezeigt, daß die Kieselsäure für dieselben ein absolut notwendiger Nährstoff ist und daß sie dieselbe sowohl als $K_2Si_2O_5$ wie auch als $CaSi_2O_5$ verwerten können. Im übrigen waren die Nährlösungen sehr verdünnt und enthielten noch KNO_3 und K_2HPO_4 (je 0,2 g) sowie 0,05 g $MgSO_4$ im Liter kieselfreien Wassers. Höchst bemerkenswert ist auch die bei Kulturversuchen mit *Nitzschia putrida* beobachtete Tatsache, daß die Kieselmembran vom Plasmakörper wieder gelöst werden kann; in dem frei gewordenen und amöboïd beweglichen Plasma ist die Kieselsäure als Siliciumdioxyd noch nachweisbar, es war vorher offenbar organisch gebunden.

Aus dem bisher Bekannten geht jedenfalls so viel mit Sicherheit hervor, daß es sich bei der Ablagerung von Kieselsäure nicht um eine bloß mechanische Ausfällung, sondern um Vorgänge handelt, bei welchen das lebende Plasma bestimmter Zellen unmittelbar beteiligt erscheint und die man wenigstens in einzelnen Fällen unzweifelhaft als **Sekretionsprozesse** zu bezeichnen das Recht hat. Dies ergibt sich nicht nur aus einer Betrachtung des Vorkommens und der Verteilung der Kieselsäure bei verschiedenen Pflanzen, sondern vor allem aus der Erscheinungsweise der intracellularen Verkieselung in der einzelnen Zelle (Stegmata). Aus dem von v. Mohl gegebenen Verzeichnis solcher Gewächse, die gegenwärtig größere Kieselsäuremengen beherbergen, ist ersichtlich, daß diese Si-Speicherung sich bei Vertretern der verschiedensten Pflanzenfamilien findet, und daß dieses Vermögen nirgends zu einem durchgreifenden Gattungscharakter wird, selbst den nächstverwandten Species solcher Kieselpflanzen geht oft die Speicherungsfähigkeit für SiO_2 ganz ab.

Kohl hat auf einen gewissen Antagonismus in der Speicherung zwischen Kieselsäure einerseits und Kalk andererseits aufmerksam

gemacht. So ist der Kalkgehalt der Gräser überaus niedrig, etwas höher bei Farnen und Equiseten, und bei den typisch kieselhaltigen Podostemaceen fand KOHL gerade nur die wenigen kalkführenden Arten kieselsäurefrei.

Außerdem ergibt sich, daß es bei verschiedenen Pflanzen ganz verschiedene Organe sind, in welchen die von den Wurzeln aufgenommene Kieselsäure fixiert wird. Bald entstehen die Kieselablagerungen in Blättern, bald in gewissen Zellen des Stammes, bald in der Rinde, kaum jemals aber verkieseln in erheblichem Grade die Wurzeln. Auch in der einzelnen Zelle selbst findet sich die Kieselsäure nur selten ganz gleichmäßig verteilt, und es erscheinen auch in den Membranen gewisse Partien bevorzugt, andere dagegen gleichsam unberührt (*Equisetum*).

Besonders bemerkenswert sind jene Fälle, wo frei im Plasma gebildete Kieselkörper mancher Pflanzen eine ganz bestimmte charakteristische Form zeigen, ohne daß, wie wenigstens behauptet wird, ein formgebendes Substrat vorhanden wäre (Stegmata). Allerdings bilden in vielen Fällen die dem Zellinhalt angehörigen Kieselbildungen nichts anderes, als einfache Abgüsse des Zellumens in Kieselsäure, Abgüsse, denen die Oberflächenskulpturen entweder von den Membranen oder von noch vorhandenen Inhaltskörpern oder von beiden aufgeprägt wird. Auf alle Fälle handelt es sich bei der Speicherungsfähigkeit für Kieselsäure und der schließlichen Ein- oder Ablagerung (Ausscheidung, Sekretion) derselben in bestimmter Form seitens bestimmter Pflanzenzellen um „spezifische Eigenheiten und Stoffwechseltätigkeiten gewisser lebender Zellen, die gerade nur diesen, nicht aber auch anderen zukommen“ (PFEFFER).

Die Fähigkeit, nach Art von Drüsenzellen aus an sich höchst verdünnten Lösungen gewisse Stoffe zu speichern, tritt hinsichtlich der Kieselsäure namentlich bei im Wasser lebenden einzelligen Pflanzen (Diatomeen) und Tieren (Spongien, Radiolarien) hervor. Schon MURRAY und IRVINE (155) haben die Frage, woher diese Organismen die Kieselsäure beziehen, in Erwägung gezogen. Sie denken sich den Vorgang für die am Boden lebenden Organismen folgendermaßen: Bei der Zersetzung organischer Substanz werden durch Reduktion von Sulfaten Sulfide von Alkalien gebildet. Diese Sulfide mögen den Ton (Aluminiumsilikat) im Boden zersetzen und freie lösliche Kieselsäure abspalten; für die in den oberen Wasserschichten schwebenden Radiolarien und Diatomeen scheint ihnen die Menge der im Wasser gelösten Kieseläure nicht ausreichend. Auf Grund eigener Untersuchungen und der in der Literatur vorliegenden Angaben sind MURRAY und IRVINE der Meinung, daß in gut filtriertem Seewasser nur sehr geringe Quantitäten, etwa 1 Teil gelöste Kieselsäure auf 200000—500000 Teile Wasser kommen. Ihre Ansicht geht dahin, daß die Planktonorganismen die geringen Spuren von Aluminiumsilikat, die im Seewasser auch weit entfernt von der Küste schwebend angetroffen werden, direkt verwerten. Die Diatomeen sollen die unlöslichen Tonpartikelchen in Lösung bringen und die Kieselsäure für sich verwenden. Eine sehr geringe Menge von gelöstem Aluminiumoxyd läßt sich nach den genannten Forschern in fast allen Seewasserproben nachweisen. Der Umstand, daß die Plankton-

Diatomeen besonders in den brackischen Gewässern und in kalten Meeresgebieten wuchern, in salzarmem und kühlerem Wasser aber Tonpartikel in größerer Menge schweben bleiben, wird von den Autoren zugunsten ihrer Hypothese herangezogen.

Man wird K. Brandt (25), dem ich die vorstehenden Angaben entnehme, durchaus beistimmen müssen, wenn er sagt, daß diese Hypothese das Verständnis nur wenig fördert. Er betont mit Recht die große Unwahrscheinlichkeit, daß pelagische Organismen die festen Tonpartikel bei direkter Berührung in Lösung bringen. Auch sind die Mengen von Tonerdesilikat, um die es sich hier handelt, außerordentlich gering. Den von Murray und Irvine angegebenen Minimal- und Maximalwerten (0,0006—0,0259 g in 14 Liter Wasser) entspricht das Verhältnis von 0,000043—0,0018 g pro Liter, d. h. es findet sich 1 Teil Ton in rund 23 Mill. oder 555 000 Teilen Seewasser. Diesem erst noch zu lösenden Aluminiumsilikat stehen gegenüber an gelöster Kieselsäure 1 Teil auf 200 000—500 000 Teile Seewasser, zuweilen vielleicht noch mehr.

Dem viel größeren Reichtum der kälteren Meere an Diatomeen scheint auf den ersten Blick auch ein größerer SiO_2-Gehalt des Wassers zu entsprechen, wie aus folgender Tabelle von Brandt hervorgeht: 1 Million Teile Wasser enthält an SiO_2 in der

Ostsee	2,3	Teile SiO_2
Weißes Meer	9,1	„ „
„ „	10,1	„ „
„ „	17,1	„ „
Eismeer	14,4	„ „
„	17,6	„ „
Atlantischer Ozean bei Norwegen	17,2	„ „
„ „ „ „	14,9	„ „
Südchinesisches Meer	3,2	„ „
Malakkastraße	3,0	„ „
Indischer Ozean (Ceylon)	1,8	„ „
„ „ (Socotra)	2,1	„ „
Rotes Meer	5,2	„ „
„ „	4,4	„ „
„ „	3,2	„ „
Suez-Kanal	2,7	„ „

Auf Grund eines ungewöhnlich reichen Diatomeen-Planktons aus der Ostsee (März 1893) berechnet K. Brandt, daß die in 1,5 cbm Meerwasser enthaltenen Diatomeen 1,62 g SiO_2 enthielten. Demnach kämen 1,62 Teile Diatomeen-SiO_2 auf 1 500 000 Teile Wasser oder rund 1 Teil feste Kieselsäure auf 1 Mill. Teile Meerwasser. Murray und Irvine haben also, wie Brandt bemerkt, die Menge der Diatomeen sehr überschätzt, wenn es ihnen unbegreiflich erschien, daß 1 Teil gelöste Kieselsäure auf 200—500 Tausend Teile Wasser als einzige Quelle für die Bildung der Diatomeenschalen ausreichen könnte. Ein Gehalt von 3,2 Teilen gelöster Kieselsäure in 1 Mill. Teile Wasser (bzw. von 1 Teil SiO_2 in 312 000 Teilen Wasser), wie er nach Schmidts Analysen (Hydrolog. Unters. Bull. Acad. Petersburg, Bd. 24, 1878, und J. Roth, Chem. Geologie, Bd. 1, 1879) durchschnittlich im Oberflächenwasser der tropischen Meere erwartet werden muß, würde völlig ausreichen, um den ungeheuren Mengen von Diatomeen, die man in den kalten Meeren während der Wucherungsperiode beobachtet, die erforderliche Kieselsäure darzubieten.

Unvergleichlich viel reicher an gelöster Kieselsäure sind die süßen Gewässer. So beträgt der Kieselsäuregehalt pro Liter im Hallstädter See 1,4—2,2 mg, im Genfersee 3,7, in der Donau 4,8, im Plönersee 5,2, in der Elbe 9,97 und im Unterpočernitzer Teich in Böhmen sogar 12 mg. Diese Zahlen zeigen, daß der Reichtum an Kieselorganismen durchaus nicht einfach dem Kieselsäuregehalt proportional gesetzt werden kann.

3. Verkalkung.

Neben Kieselsäure spielt vor allem der Kalk als inkrustierende Substanz der pflanzlichen Zellmembranen eine außerordentlich große Rolle. „An Kohlensäure gebunden kommt der Kalk in der Natur als unlösliches neutrales Kalkkarbonat ($CaCO_3$) und als lösliches Doppelsalz ($C_2H_2O_6Ca$) vor. Das erstere Salz kann wegen seiner Unlöslichkeit in die Pflanze nicht eindringen: dagegen wird das saure Salz, welches durch die Einwirkung kohlensäurehaltigen Wassers auf das neutrale entsteht und daher steter Begleiter desselben im Boden ist, wie Wasserkulturen zeigen, von der Pflanze aufgenommen und dürfte wahrscheinlich unzersetzt bis in die Wasserbahnen gelangen, deren Saft Kalkkarbonat zu enthalten pflegt. Hingegen ist es wahrscheinlich, daß das in den Zellmembranen aktiver Pflanzenorgane oft reichlich aufgespeicherte Kalkkarbonat nachträglich aus anderen Kalkverbindungen, z. B. aus dem in Zellmembranen stets vorhandenen Kalkpektat oder durch Umsetzung aus den kalkhaltigen Nährsalzen (Nitrat, Sulfat, Phosphat) nachträglich entsteht.“ (Schimper.)

Der Zellmembran ein- oder aufgelagert erscheint der Kalk entweder als Oxalat oder als Karbonat. Auf das weit verbreitete Vorkommen des ersteren in lebenden Zellhäuten hat namentlich Graf Solms-Laubach (215) aufmerksam gemacht, nachdem bereits solche Einschlüsse gesehen, aber nicht richtig gedeutet worden waren. Bei Kryptogamen im ganzen selten (einige Pilze), finden sie sich bei Gymnospermen sehr verbreitet (so bei fast allen Coniferen mit Ausnahme der Abietineen) und liegen hier vornehmlich im Bastkörper aller Stammteile. Die Einschlüsse sind Körperchen, die von verschiedentlich gekrümmten Flächen begrenzt werden, mitunter eckig, kristallartig erscheinen oder auch wirkliche Kristalle bilden. So enthalten die Bastfasern von *Taxus baccata* in den inneren Teilen der Wandung zahlreiche kleine Kristalle, welche zum Teil in das Zelllumen hereinragen; später werden sie durch neu aufgelagerte Verdickungsschichten völlig eingeschlossen. Bei den Cupressineen liegen ähnliche Kristalle innerhalb der gequollenen Mittellamellen, und ihre Menge ist so groß, daß (bei *Juniperus*) der Anschein erweckt wird, als lägen zwischen den Bastfasern schmale, mit körnigem Inhalt erfüllte Zellen (Graf Solms, l. c. Taf. 6, Fig. 13). In viel weiterer Verbreitung noch als im Bastteil der Coniferen kommt Calciumoxalat der Membran eingelagert im primären Rindenparenchym derselben Pflanzen vor. Bezüglich weiterer Einzelheiten muß auf die Arbeiten von Graf Solms und Kohl (l. c.) verwiesen werden. Eine mechanische Bedeutung (Festigkeit, Schutz) scheint der Einlagerung von Oxalatkörnchen oder Kriställchen in der Außenwand der Blattepidermiszellen gewisser *Mesembryanthemum*- und *Sempervivum*-Arten zuzukommen (vgl. Kohl l. c., p. 78).

An die in der Zellmembran eingelagerten Oxalatkristalle reihen sich jene Fälle an, wo Einzelkristalle oder Kristalldrusen im Lumen der Zelle liegend nachträglich durch einfache oder verzweigte Cellulosefäden mit der Zellwand verbunden und von einem Cellulosehäutchen überzogen werden, sowie endlich ganz freischwimmende, aber von einer Cellulosehaut umgebene Kristalle oder Drusen. Nach Pfitzer (179) liegen Oxalatkristalle im Blatt von *Citrus vulg.* bei ihrer Entstehung im Innern des Plasmaschlauches. Sie werden später von einer dünnen Cellulosehaut umgeben, während zugleich die Wand der Zelle, in der sie liegen, sich einseitig verdickt (Fig. 40). Die Haut des Kristalls und die Wandverdickung treffen aufeinander, und es wird die betreffende Stelle dann bis zum Verschwinden des angrenzenden Teiles der Zellhöhle verdickt. Abgesehen von dem Interesse, welches diese Fälle dadurch bieten, daß hier offenbar Kalkoxalat allen weiteren Veränderungen gänzlich entzogen und sozusagen abgekapselt wird, ist es nicht minder der Umstand, daß dabei Cellulose innerhalb des Plasmakörpers selbst unabhängig von der äußeren Begrenzungsschicht (Plasmahaut) zur Abscheidung gelangt (Rosanoffsche Drusen, vgl. Kohl l. c., p. 80f.). Eine hinter der des

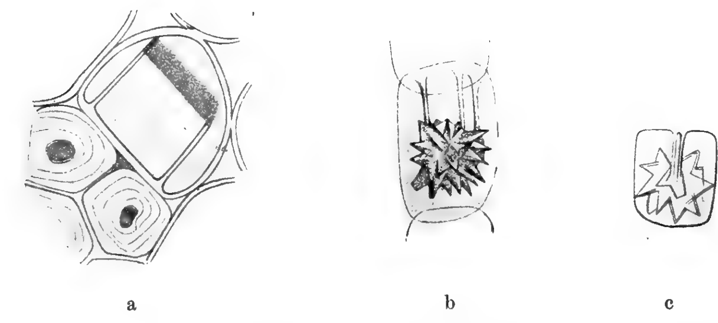


Fig. 40. a Großer mit breiter Fläche angewachsener und von Cellulose umhüllter Kalkoxalatkristall in einer Blattzelle von *Citrus sinensis.* b und c Rosanoffsche Drusen an Cellulosefäden aufgehängt in Zellen aus dem Stengel von *Philodendron argyreum.* (Nach Kohl).

Kalkoxalates zurücktretende, aber immer noch sehr große Verbreitung bei den Pflanzen hat der in fester Form ausgeschiedene kohlensaure Kalk. „Die Cellulosemembranen sind außerordentlich häufig mit ($CaCO_3$) inkrustiert; vor allem ist es das Hautgewebe mit seinen Derivaten, welches in den Wänden seiner Zellen bei zahlreichen Pflanzen reichliche Mengen von Calciumkarbonat führt. Wahre Niederlagen für dasselbe sind auch die Cystolithen.“ (Kohl.) Als Auflagerung wird es bei vielen Pflanzen entweder durch die Oberhautzellen oder von besonderen drüsigen Organen abgeschieden. Seltener als gleichmäßiger, oft ziemlich dicker Ueberzug entwickelt (gewisse Plumbagineen), bildet es in anderen Fällen (viele Saxifragen, Farnblätter) kleine weiße Schüppchen. Viele Myxomyceten führen $CaCO_3$ sowohl im Plasmodium wie im Fruchtkörper. Im ersteren bildet das Karbonat dunkelkonturierte, stark glänzende Körner, auf der Sporangiumwand gewisser Gattungen (*Didymium*)

dagegen charakteristische Kristalldrusen. Eine sehr bekannte Erscheinung ist die Inkrustation von Wasserpflanzen (Characeen) mit Kalciumkarbonat. HASSACK (84) kultivierte Charen in Lösungen verschiedener Kalksalze (Nitrat, Acetat, Chlorid, Sulfat) und beobachtete im direkten Sonnenlicht stets die Bildung eines Ueberzuges aus $CaCO_3$, den er auf eine Ausscheidung seitens der Pflanze zu beziehen geneigt ist. In der Membran und als Zellinhaltskörper tritt $CaCO_3$ in den Zellen der Perikarpien einiger Früchte auf. Für *Lithospermum* ist dies seit lange bekannt (vgl. KOCH, l. c. p. 109). Hier enthält das Exokarp so viel Kalk, daß die ganze Frucht ein porzellanartiges Aussehen erhält; bei *Celtis* sind es dagegen die innersten Zellschichten des Perikarps, das Endokarp, welches sich in eine schneeweiße, steinharte Masse umwandelt. In beiden Fällen erscheinen die Zellen stark verdickt und getüpfelt, so daß nur ein kleines Lumen übrig bleibt. Diese Verdickungsmasse ist nun stark mit $CaCO_3$ imprägniert, der sich bei Behandlung mit Chlorzinkjod löst, worauf sich die zurückbleibende Cellulose blau färbt. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse nach KOHL auch bei *Celtis*-Früchten; auch hier sind die Lumina der Zellen äußerst reduziert, die Verdickungsschichten von schmalen Porenkanälen durchzogen und reichlich mit Kalk imprägniert. Die Verdickungsmasse erscheint dicht, homogen und glänzend (stark lichtbrechend), so daß der Kalk darin in sehr feiner Verteilung enthalten sein muß (KOCH). Wesentlich anders ist es mit der Verkalkung der Außenschichten des Pericarps von *Cerinthe major*; hier gehört das Calciumkarbonat ausschließlich dem Inhalt an, der aus einer körnigen Grundmasse besteht, in die größere Kristalle eingebettet sind. Zwischen gekreuzten Nicols leuchtet der ganze Inhalt der Zellen hell auf, so daß man es hier, wie sich KOHL ausdrückt, gleichsam mit „versteinertem Plasma" zu tun hat, das sich nun aus der Zelle als Ganzes, als Steinkern, herausnehmen läßt. Es sind diese Verkalkungserscheinungen Analoga zu den Kieselkernen der Palmen und Podostemaceen und Orchideen.

Von MOLISCH sind im Kernholz verschiedener Laubbäume (*Ulmus, Celtis orientalis, Sorbus* und *Fagus*) oft sehr beträchtliche Ablagerungen von $CaCO_3$ nachgewiesen worden und zwar hauptsächlich in den Gefäßen. Die Ausfüllung derselben „ist meist eine so vollständige, daß man in der Asche gewöhnlich solide Abgüsse bemerkt, welche nicht nur die Form des Lumens, sondern auf ihrer Oberfläche auch einen genauen Abdruck von dem Relief der Wand erkennen lassen". Die Ursache der Ablagerung erblickt MOLISCH in der geringen Leitungsfähigkeit des Kernholzes für Wasser. „Wenn in der langen Zeit, während welcher die Kalklösung im Kernholze verweilt, die Temperatur in demselben steigt, so wird sofort Kohlensäure aus der Lösung entweichen, und es muß, da ja die im Wasser absorbierte CO_2 das Lösungsmittel des Kalkes war, sofort eine entsprechende Menge von $CaCO_3$ sich niederschlagen."

Als lokale mit $CaCO_3$ inkrustierte Wandverdickungen sind die sogenannten „Cystolithen" aufzufassen, wie sie in besonders charakteristischer Ausbildung bei *Ficus elastica* vorkommen. Doch gibt es auch kalkfreie, nur aus Cellulose bestehende Cystolithen, sowie andererseits verkieselte und endlich auch solche, welche Kalk und Kieselsäure führen. Entsprechend dem allmählichen Heranwachsen aus einfachen Zapfen erscheinen sie namentlich nach Entfernung des

Kalkes sehr fein geschichtet und außerdem von einem System feiner vom Stielanheftungspunkt ausstrahlender stark lichtbrechender und oft verzweigter (Cellulose-)Fasern durchzogen (Fig. 41).

Das großartigste Beispiel intravitaler Verkalkung liefern ohne Zweifel die Kalkalgen. „Bei ihnen kombinieren sich Kalkeinlagerung in die Membran, Kalkausscheidung im Zellinneren und nach außen mitunter in so hohem Grade, daß man in älteren Exemplaren dieser Gewächse kaum etwas anderes vor sich hat, als ein Zellstruktur zeigendes Stück kohlensauren Kalkes.“ (Kohl.) Nach Rose bestehen die Skelette dieser Algen aus Kalkspat. Auf Grund einer später noch zu besprechenden besonderen chemischen Reaktion konnte Meigen (135a) feststellen, daß nur bei den Corallinaceen (*Corallina*, *Lithothamnion*, *Lithophyllum*) Kalkspat, bei *Halimeda*, *Acetabularia*, *Cymopolia* und *Galaxaura* aber Aragonit abgelagert wird. Als Auf- (resp. Zwischen-)Lagerung tritt der Kalk bei den Gattungen *Halimeda* und *Cymopolia* auf. Ein Flächenschnitt durch eine tiefer gelegene Rindenpartie (Fig. 42, 3) zeigt die Querschnitte der Rindenschläuche in den runden Maschen des Kalknetzes liegend. Dieses besteht aus mikroskopisch kleinen Körnchen (Kriställchen), die, wie aus der Untersuchung im polarisierten Lichte hervorgeht, senkrecht zum Schlauchlumen gerichtet sind. Bei



Fig. 41. Entkalkter Cystolith aus dem Blatt von *Ficus elastica*. (Nach Kohl.)

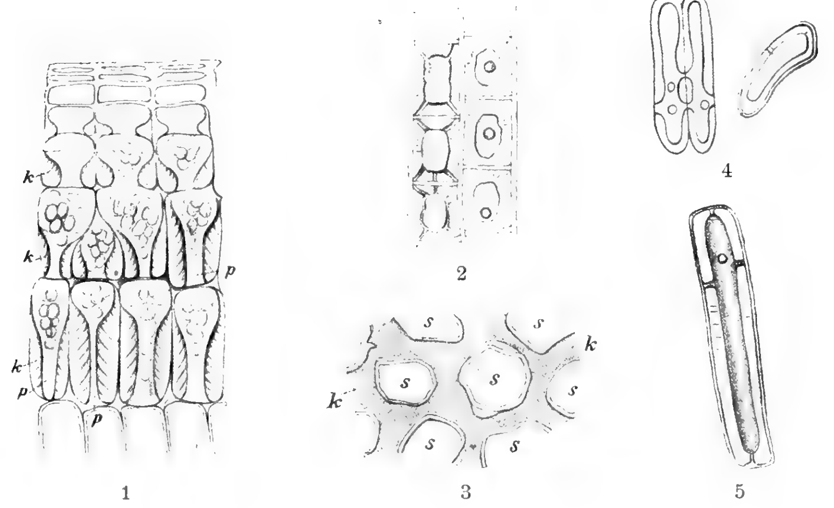


Fig. 42. Verkalkte Zellen von Kalkalgen. 1 Schnitt durch die Rindenschicht von *Peyssonelia*. *k*, *k* die inkrustierten Verdickungsschichten, *p*, *p* die Zelllumina (Porenkanäle). 2 Längsschliff durch *Lithophyllum incrustans*. 3 Flächenschnitt durch die Rinde von *Halimeda*. In den runden Maschen eines Kalknetzes (*k*, *k*) liegen die Querschnitte der Rindenschläuche (*s*, *s*). 4 und 5 Längsdurchschnittene Zellen von *Amphiroa* und *Melobesia* mit Tüpfeln. (Nach Koch.)

Cymopolia scheidet sich nach KOHL zwischen den vielgliedrigen Wirteln von Seitenzweigen, welche den zentralen Schlauch der Alge umgeben, eine Schleimmasse aus, die sich allmählich so stark mit $CaCO_3$ inkrustiert, daß sie hart und brüchig wird, während die Membranen selbst kalkfrei bleiben, wie bei *Halimeda*. Die kalkführenden *Peyssonelia*-Arten und sämtliche Corallinaceen haben das gemein, daß bei ihnen das Calciumkarbonat die sekundäre Verdickungsmasse gewisser Zellen (Gewebe) inkrustiert, allerdings oft so stark, daß der organische Rest der verkalkten Membranen häufig bis zu einem Minimum herabsinkt. Immer jedoch bleibt die Struktur (Schichtung, Streifung, Tüpfel) erhalten. Von der Art der Verdickung der tieferen Rindenzellen gibt Fig. 42, 1 ein Bild. Die inkrustierten Schichten (*k.k*) bekleiden nur einen Teil der vertikalen Seitenwände und den peripheren Teil der unteren Querwände, während die oberen unverdickt bleiben. Das Lumen der Zellen behält daher oben seine ursprüngliche Werte bei, während es nach unten zu mehr und mehr sich verengert und sozusagen in einen langen Tüpfelkanal (*pp*) umgewandelt ist. In anderen Fällen ist die Verdickung eine gleichmäßige (*Corallina, Amphiroa*, *Melobesia* u. a. Für *Lithophyllum* darf als charakteristisch gelten, daß auf Längsschliffen neben den engeren Tüpfeln auch noch weitere nach den Ecken der im Schnitte viereckigen Zellen verlaufen (Fig. 42, 2).

Ueber die optischen Eigenschaften der verkalkten Zellwände der Kalkalgen (und zwar von *Corallina* und *Lithophyllum*) verdanken wir v. EBNER einige Angaben (55). „Er fand die Zellwände sehr stark negativ doppelbrechend und zwar so, daß die optische Achse senkrecht steht auf der Oberfläche der Membran. Der kohlensaure Kalk fügt sich einfach in das gewöhnliche Schema des Baues der Zellmembran ein.“

Literatur.

Allgemeines über Zellskelette und Zellhüllen. — Die pflanzliche Zellmembran.

1. **Abderhalden, E.,** *Biochem. Handlexikon, Bd. 2 (1911), Berlin (Springer), p. 1 ff. u. p. 198 ff.*
2. **Abraham, J.,** *Zur Entwicklungsgeschichte der Wandverdickungen in den Samenoberhautzellen einiger Coniferen. Pringsh. Jahrb., Bd. 16 (1885), p. 599.*
3. **Ambronn, H.,** *Anleitung zur Benutzung des Polarisationsmikroskopes bei histologischen Untersuchungen, Leipzig 1892.*
4. — *Pleochroismus gefärbter Zellmembranen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 6 (1888), p. 85.*
5. — *Ueber das optische Verhalten der Cuticula und der verkorkten Membranen. Ebenda, p. 226.*
6. — *Das optische Verhalten und die Struktur des Kirschgummis. Ebenda, Bd. 7 (1889), p. 103.*
7. — *Ueber die Veränderungen des chemisch-physikalischen Verhaltens der Cellulose bei Einlagerung von Schwefelzink. Festschr. f. Wiesner, 1907,*
8. — *Pleochroismus mit Gold oder Silber gefärbter Zellhäute. Ber. d. Sächs. Ges. d. Wiss., Bd. 48 (1896), p. 622.*
9. — *Ueber Anomalien bei der accidentellen Doppelbrechung. Ebenda, Bd. 50 (1898), p. 1.*
10. — *Ueber anomale Doppelbrechung bei Celluloid. Ebenda, Bd. 63 (1910).*
11. — *Ueber die Doppelbrechung im zähflüssigen Gummi. Wiedem. Ann., Bd. 38 (1889), p. 150).*
12. **Bachmann, W.,** *Untersuchungen über die ultramikroskopische Struktur von Gallerten mit Hilfe des Spalt- und Cardioid-Ultramikroskopes. Ztschr. f. anorgan. Chem., Bd. 73 (1911), p. 125.*
13. **Bachmann, E.,** *Die Beziehungen der Kieselflechten zu ihrer Unterlage. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 29 (1911), p. 261.*

14. **Bailey, J. W.**, *On the cell-membrane of Diatomeous shells. Miscell. notices. The Amer. Journ. of Sc. and Arts, Ser. 2, Vol. 11 (1854), p. 350.*
15. **van Bemmelen, J. M.**, *Die Verbindungen einiger fester Dioxydhydrate mit Säuren, Salzen und Alkalien. Journ. f. prakt. Chem., Bd. 131 (1881), p. 224 u. 374.*
16. — *Die Absorption. I. Das Wasser in den Kolloiden, besonders in der Kieselsäure. Ztschr. f. anorgan. Chem., Bd. 13 (1896). p. 233.*
17. — *Die Absorption. II. Die Bildung der Gels und ihre Struktur. Ebenda, Bd. 18 (1898), p. 14.*
18. — *Die Absorption. III. Die Hohlräume, die bei der Entwässerung des Hydrogels von SiO_2 entstehen etc. Ebenda, p. 98.*
19. — *Die Absorption. IV. Die Isotherme des kolloidalen Eisenoxyds bei 15°. Ebenda, Bd. 20 (1899), p. 185.*
20. **Bethe, A.**, *Zellgestalt, Plateausche Flüssigkeitsfiguren und Neurofibrille. Anat. Anz., Bd. 40 (1911), p. 209.*
21. **Biedermann, W.**, *und* **Moritz, P.**, *Ueber ein celluloselösendes Enzym im Lebersekret der Schnecke (Helix). Pflügers Arch., 73. Bd. (1898), p. 219.*
22. **Bierry, H.**, *und* **Giaja, J.**, *Untersuchungen über die Mannane, Galaktane und Cellulosen angreifenden Enzyme. Biochem. Ztschr., Bd. 40 (1912), p. 370.*
23. **Bilek, Fr.**, *Ueber fibrilläre Strukturen in den Muskel- und Darmzellen der Ascariden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 93 (1909), p. 625.*
24. **Brandl, F.**, *Ueber die Faserstruktur der Cladophora-Membran. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 24 (1906), p. 64.*
25. **Brandt, K.**, *Ueber den Stoffwechsel des Meeres. II. Wiss. Meeresuntersuch., N. F. Bd. 6 (1902), Kiel.*
26. **Brewster, D.**, *On the optical properties of Tabascher. Philos. Transact. R. Soc. London, P. 2 (1819), p. 283.*
27. — *Einiges über die Naturgeschichte und die Eigenschaften des Tabaschirs. Schweiggers Journ. f. Chem. u. Phys, Bd. 53 (1828), p. 412.*
28. — *On the communication of the structure of doubly refracting crystals to glas, muriate of soda, fluorespar and other substances by mechan. compression and dilatation. Phil. Transact., Vol. 1 (1816), p. 156.*
29. **Bütschli, O.**, *Untersuchungen über die Mikrostruktur künstlicher und natürlicher Kieselsäuregallerte, Heidelberg (Winter) 1900.*
30. — *Ueber Strukturen künstlicher und natürlicher quellbarer Körper. Verhandl. d. Med.-Nat. Ver. Heidelberg, N. F. Bd. 5 (1895), p. 230.*
31. — *Ueber den Bau quellbarer Körper und die Bedingungen der Quellung. Abhandl. d. K. Ges. d. Wiss. Göttingen, Bd. 40 (1896), p. 68.*
32. — *Vorläufiger Bericht über fortgesetzte Untersuchungen an Gerinnungsschäumen, Sphärokristallen etc. Verhandl. d. Med.-nat. Ver. Heidelberg, N. F. Bd. 5 (1894), p. 230.*
33. — *Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma, Leipzig (Engelmann) 1892.*
34. — *Ueber den feineren Bau der Stärkekörner. Verhandl. d. Med.-nat. Ver. Heidelberg, N. F. Bd. 5 (1893), p. 89.*
35. — *Untersuchungen über Strukturen, Leipzig 1898.*
36. — *Untersuchungen über Strukturen des aus dem Schmelzfluß erstarrten Schwefels, Leipzig (Engelmann) 1900.*
37. **Cario, E.**, *Anatomische Untersuchungen von Tristicha hypnoides. Bot. Ztg., 1881, p. 28.*
38. **Cerny, C.**, *Zur Frage des Vorkommens der Kieselsäure im Organismus. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 62 (1909), p. 296.*
39. **Christiansen, C.**, *Untersuchungen über die optischen Eigenschaften von fein verteilten Körpern. I. Ann. d. Phys. u. Chem, Bd. 259 (1884), p. 298. II. Ebenda, Bd. 260 (1885), p. 439.*
40. **Cohn, F.**, *Ueber Tabaschir. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, Bd. 4 (1887), p. 365.*
41. **Correns, C. E.**, *Zur Kenntnis der inneren Struktur der vegetabilischen Zellmembran. Pringsh. Jahrb., Bd. 23 (1892), p. 254.*
42. — *Zur Kenntnis der inneren Struktur einiger Algenmembranen. Beitr. z. Morphol. u. Physiol. d. Pflanzenzelle von Zimmermann, 1893, Heft 3, p. 260.*
43. — *Ueber die vegetabilische Zellmembran, eine Kritik der Anschauungen Wiesners. Pringsh. Jahrb., Bd. 26 (1894), p. 587.*
44. — *Ueber die Membran von Caulerpa. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 12 (1894), p. 355.*
45. — *Ueber Dickenwachstum durch Intussusception bei einigen Algenmembranen. Flora, 1889.*
46. — *Besprechung der Abhandlung von Strasburger: Die pflanzlichen Zellhäute. Bot. Ztg., 1898.*

47. **Correns, C. E.**, *Ueber die Epidermis der Samen von Cuphea viscosissima. Ber. d. D. Bot. Ges., 1892.*
48. **Crüger, A.**, *Westindische Fragmente. Bot. Ztg., 1857, p. 281.*
49. **Czapek, F.**, *Biochemie der Pflanzen. I und II. Jena 1905. (Daselbst ausführliches Literaturverzeichnis.)*
50. **Dietel, P.**, *Ueber die Aufspeicherung von Wasser in den Sporenmembranen der Rostpilze. Naturwiss. Rundschau, Bd. 16 (1901), p. 41.*
51. **Dippel, E.**, *Die Entstehung der wandständigen Protoplasmaströmchen in den Pflanzenzellen und deren Verhältnis zu den spiralen und netzförmigen Verdickungsschichten. Abhandl. d. naturforsch. Ges. zu Halle, Bd. 10 (1868).*
52. — *Das Mikroskop, 2. Aufl., 1898.*
53. — *Die neuere Theorie über die feinere Struktur der Zellhülle. Abhandl. d. Senckenbergschen Naturwiss. Ges., Bd. 10 u. 11 (1876 u. 1877).*
54. **Dreyfuss, C.**, *Ueber das Vorkommen von Cellulose in Bacillen, Schimmel und anderen Pilzen. Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 18 (1894), p. 358.*
55. **v. Ebner, V.**, *Untersuchungen über die Ursache der Anisotropie organisierter Substanzen, Leipzig (Engelmann) 1882.*
56. — *Ueber den Unterschied kristallinischer und anderer anisotroper Substanzen. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., Abt. 2, Bd. 91 (1885), p. 34.*
57. — *Ueber das optische anomale Verhalten des Kirschgummis und des Traganthes gegen Spannungen. Ebenda, Bd. 97 (1888).*
58. — *Das Kirschgummi und die Kristallin. Micelle. Ebenda, Bd. 98 (1889), p. 1280.*
59. **Eichholz**, *Untersuchungen über den Mechanismus einiger zur Verbreitung von Samen dienender Bewegungserscheinungen. Pringsh. Jahrb., Bd. 17 (1886), p. 543.*
60. **Felix, J.**, *Untersuchungen über den Versteinerungsprozeß und Erhaltungszustand pflanzlicher Membranen. Ztschr. d. D. Geol. Ges., Jahrg. 1887, Heft 1, p. 182.*
61. **Fischer, E.**, und **Hirschberger, J.**, *Ueber Mannose. I—IV. Ber. d. D. Chem. Ges., Bd. 21 (1888), p. 1805; Bd. 22 (1889), p. 365, 1155 u. 3218.*
62. **Fischer, Martin H.**, *Das Oedem. (Deutsch von K. Schorr und W. Ostwald.) Dresden (Steinkopf) 1910.*
63. **Fischer, A.**, *Zur Eiweißreaktion der Cellulosemembranen. Ber. d. D. Bot. Ges., 1887, p. 429.*
64. **Flögel, C.**, *Struktur der Zellwand der Gattung Pleurosigma. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 6 (1870), p. 472.*
65. **Frank, A.**, *Ueber die anatomische Bedeutung und die Entstehung der vegetativen Schleime. Pringsh. Jahrb., Bd. 5 (1866/67), p. 161.*
66. **Gaidukov, N.**, *Ultramikroskopische Untersuchungen der Stärkekörner, Zellmembranen und Protoplasten. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 24 (1906), p. 581.*
67. **Gaucher, L.**, *Étude générale sur la membrane cellulaire chez les végétaux. 1904.*
68. **Garten, S.**, *Die Intercellularbrücken der Epithelien und ihre Funktionen. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1895, p. 401.*
69. **Gerassimow, J.**, *Ueber den Einfluß des Kerns auf das Wachstum der Zelle. Moskau 1901. Zit. Physiol. Ctbl., Bd. 15, p. 812.*
70. **Gilson, E.**, *La cristallisation de la cellulose et la composition chim. de la membrane cellulaire végétale. La Cellule, T. 9 (1893), p. 397.*
71. — *Recherches chim. sur la membrane cellulaire des champignons. Ebenda, T. 11 (1894), p. 5.*
72. — *Das Chitin und die Membranen der Pilzzellen. Ber. d. D. Chem. Ges., Bd. 28 (1895), p. 821.*
73. — *La suberine et les cellules du liège. La Cellule, T. 6 (1890), p. 63.*
74. **Godlewsky, J.**, *Ueber die Beeinflussung des Wachstums der Pflanzen durch äußere Faktoren. Anz. d. Akad. d. Wiss. in Krakau, 1890, p. 166, 286.*
75. **Gothan, W.**, *Zur Anatomie lebendge und fossiler Gymnospermenhölzer. Abhandl. d. Kgl. Preuß. Geol. Landesanstalt Berlin 1905, Heft 44, p. 67.*
76. **Graham, Th.**, *Ueber die Eigenschaften der Kieselsäure und anderer analoger Kolloidsubstanzen. Ann. d. Phys. u. Chem., Bd. 199 (1864), p. 529.*
77. **Grütter, J.**, *Ueber den Bau und die Entwicklung der Samenschalen einiger Lythrarieen. Bot. Ztg., 1893, p. 1.*
78. **Guignard, E.**, *Observations sur l'appareil mucifère des Laminariacées. Ann. de Sc. Nat. Paris, T. 15, 1892.*
79. **Haberlandt, G.**, *Physiologische Pflanzenanatomie, 2. Aufl., 1896.*
80. — *Die Schutzeinrichtungen in der Entwicklung der Keimpflanze, Wien 1887.*
81. — *Ueber die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkernes bei der Pflanze, Jena (G. Fischer) 1887.*
82. **Hall, A.**, und **Morrison, C. G. T.**, *Ueber die Rolle der Kieselsäure bei der Ernährung der Gräser. Proceed. Roy. Soc., Vol. 77 (1906), Ser. B, p. 455.*

82a. **Hannig, E.**, *Ueber die Bedeutung der Periplasmodien. I. Die Bildung des Perispors bei Equisetum. II. Die Bildung des Massulae von Azolla. III. Kritische Untersuchungen über das Vorkommen und die Bedeutung von Tapeten und Periplasmodien. Flora, Bd. 102, N. F. Bd. 2 (1911).*

83. **Hardy, W. B.**, *On the structure of cell-protoplasm. Journ. of Physiol., Vol. 24 (1899), p. 158.*

84. **Hassack, C.**, *Ueber das Verhältnis von Pflanzen zu Bikarbonaten und über Kalkinkrustation. Untersuch. a. d. Tübinger Bot. Institut, Bd. 2 (1886—88), p. 465.*

85. **Hauptfleisch, P.**, *Zellmembran und Hüllgallerte der Desmidiaceen. Inaug.-Diss. Greifswald, 1888.*

86. — *Die Ortsbewegung der Bacillariaceen. Mitteil. d. Naturwiss. Ver. f. Neu-Vorpommern und Rügen, Jahrg. 27 (1895).*

87. **Hegler, R.**, *Histologische Untersuchungen verholzter Zellmembranen. Flora, 1890, p. 31.*

88. **Heidenhain, M.**, *Ueber die Struktur der Darmepithelzellen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 54 (1899).*

89. — *Plasma und Zelle, Bd. 2 (1911), Jena (G. Fischer).*

91. **Höber, R.**, *Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe, 3. Aufl.. 1911.*

92. — *Martin Fischers Lehre von der Bindung des Wassers in den Zellen. Biol. Ctbl., Bd. 31 (1911), p. 575.*

93 **v. Höhnel, Fr.**, *Ueber das Verhalten der vegetativen Zellmembran bei der Quellung. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 2 (1884), p. 41.*

94. — *Ueber den Kork und verkorkte Gewebe. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., Abt. 1, Bd. 76, p. 507.*

95. **Hofmeister, W.**, *Ueber die zu Gallerte aufquellenden Zellen der Außenfläche von Samen. Ber. d. Sächs. Ges. d. Wiss., Bd. 10 (1858), p. 19.*

96. — *Lehre von der Pflanzenzelle, 1867.*

96a. **Hoppe-Seyler, F.**, *Dia Methangärung der Essigsäure. Z. f. phys. Chem., Bd. 11 (1887), p. 568.*

97. **Hunger, W.**, *Ueber die Funktion der oberflächlichen Schleimbildungen im Pflanzenreich. Inaug.-Diss. Jena, 1899.*

98. **Janse, J. M.**, *Die Bewegungen des Protoplasma von Caulerpa. Pringsh. Jahrb., Bd. 21 (1890).*

99. **Klebs, G.**, *Bewegung und Schleimbildung der Desmidiaceen. Biol. Ctbl., Bd. 5 (1886), p. 364.*

99a. — *Flagellatenstudien I und II. Z. f. wiss. Zool., Bd. 55 (1892).*

100. — *Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung. Untersuch. a. d. Tübinger Inst., Bd. 1 (1883), p. 536.*

101. — *Ueber die Organisation einiger Flagellatengruppen etc. Ebenda, p. 233.*

102. — *Ueber die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten. Ebenda, Bd. 2 (1887), p. 333.*

103. — *Ueber den Einfluß des Kernes in der Zelle. Biol. Ctbl., Bd. 7 (1887), p. 161.*

104. — *Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Untersuch. a. d. bot. Inst. zu Tübingen, Bd. 2 (1888).*

105. — *Einige kritische Bemerkungen zu der Arbeit von Wiesner: Untersuchungen über die Organisation der Zellhaut. Biol. Ctbl. Bd. 6 (1886).*

106. — *Einige Bemerkungen zu der Arbeit von Krasser: Untersuchungen über das Vorkommen von Eiweiß etc. Bot. Ztg., 1887.*

107. **Kohl, F. G.**, *Anatomisch-physiologische Untersuchungen der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze, Marburg 1889.*

108. **Kolkwitz, B.**, *Ein Experiment mit Mooskapseln zur Prüfung der Bütschlischen Schrumpfungstheorie. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 15 (1897), p. 106.*

109. **Koltzoff, N. K.**, *Ueber formbestimmende elastische Gebilde in Zellen. Biol. Ctbl., Bd. 23 (1903), p. 688.*

110. — *Ueber das Skelett des tierischen Spermiums. Ebenda, Bd. 26 (1906), p. 854.*

111. — *Studien über die Gestalt der Zelle. I. Untersuchungen über die Spermien der Dekapoden. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 67 (1905), p. 365.*

112. — *Zur Frage der Zellgestalt. Anat. Anz., Bd. 41 (1912), p. 183.*

113. — *Studien über die Gestalt der Zelle. II. Untersuchungen über das Kopfskelett der tierischen Spermien. Arch. f. Zellforsch., Bd. 2 (1908), p. 1.*

114. — *Studien über die Gestalt der Zelle. III. Untersuchungen über die Kontraktilität des Vorticellenstieles. Ebenda, Bd. 7 (1911), p. 344.*

115. **Krasser, F.**, *Untersuchungen über das Vorkommen von Eiweiß in der pflanzlichen Zellhaut etc. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., Bd. 94, 1 (1886), p. 1118.* (**Klebs, G.**, *Bemerkungen zu dieser Arbeit. Bot. Ztg., 1887, p. 697.*

116. **Krieg, W.**, *Streifung der Tracheidenmembran im Koniferenholz. Beihefte z. Bot. Ctbl., Bd. 21, 1 (1907), p. 245.*
117. **Kromeyer, E.**, *Die Parenchymhaut und ihre Erkrankungen. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 8 (1899), p. 253.*
118. — *Die Protoplasmafaserung der Epithelzelle. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 39 (1892).*
119. **Kützing, J.**, *Philosophische Botanik, Bd. 1 (1851), p. 137 u. 292.*
120. **Ladenburg, A.**, *Ueber die Natur der in den Pflanzen vorkommenden Si-Verbindungen. Ber. d. D. Chem. Ges., Bd. 5 (1872), p. 568.*
121. **Lange, W.**, *Ueber die Natur der in den Pflanzen vorkommenden Si-Verbindungen. Ber. d. D. Chem. Ges., Bd. 11 (1878), p. 822.*
122. **Lehmann, O.**, *Die neue Welt der flüssigen Kristalle und deren Bedeutung für Physik, Chemie und Biologie. Leipziger Akad. Verlagsgesellschaft, 1911.*
123. — *Flüssige Kristalle etc., Leipzig (Engelmann) 1904.*
124. — *Scheinbar lebende Kristalle etc. Biol. Ctbl., Bd. 38 (1908), p. 515.*
125. **Lepeschkin, W. W.**, *Zur Kenntnis des Wachstumsmechanismus der pflanzlichen Zelle. Beihefte z. Bot. Ctbl., Bd. 21, 1 (1907), p. 60.*
126. **Leydig, F.**, *Zelle und Gewebe, 1885.*
127. **Liesegang, R. E.**, *Die Stützen der Bütschlischen Gel-Theorie. Biol. Ctbl., Bd. 31 (1911), p. 445.*
128. **Loew, O.**, *Ueber die physiologischen Funktionen der Ca- und Mg-Salze im Pflanzenorganismus. Flora, 1892, p. 369.*
129. **Mangin, L.**, *Sur la callose, nouvelle substance fondamentale existant dans la membrane. Compt. rend. Acad. Paris, T. 110 (1890), p. 644.*
130. — *Sur la présence des composés pectiques dans les végétaux. Ebenda, T. 109, 2 (1889), p. 579.*
131. — *Sur les reactifs colorants des substances fondamentales de la membrane. Ebenda, T. 111, 2 (1890), p. 120.*
132. — *Sur la substance intercellulaire. Ebenda, T. 110, p. 295.*
133. — *Recherches anatomiques sur la distribution des composés pectiques chez les végétaux. Journ. de Bot., 1892—93.*
134. — *Observations sur les Diatomées. Ann. de Sc. nat. Bot., Sér. 9, T. 8 (1908), p. 177.*
135. — *Observations sur la constitution de la membrane cellulaire des champignons. Compt. rend. Acad. Paris, T. 117 (1893), p. 816.*
135a. **Meigen, W.**, *Beiträge zur Kenntnis des kohlensauren Kalkes. Ber. d. naturforsch. Ges. zu Freiburg i. B., Bd. 13 (1902), p. 1.*
136. **Melnikoff, E.**, *Untersuchungen über das Vorkommen des $CaCO_3$ in Pflanzen. Inaug.-Diss. Bonn, 1877.*
137. **Mettenius, G.**, *Deckzellen und Kieselkörper in denselben. Abhandl. d. Math.-phys. Kl. d. Sächs. Ges. d. Wiss., Bd. 7 (1864), No. 2, p. 419.*
138. **Menz, E.**, *Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 66 (1908), p. 129.*
139. **Meurmann, C.**, *Ueber die Entwicklung der Epidermisfibrillen in der menschlichen Sohlenhaut. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 45 (1912), p. 235.*
140. **Meyer, A.**, *Die Plasmaverbindungen und die Membranen von Volvox. Bot. Ztg., 1896.*
141. **Mildarakis, Sp.**, *Die Verkieselung lebender Elementarorgane bei den Pflanzen, Würzburg 1884.*
142. **Mohl, H. v.**, *Ueber die blaue Färbung der vegetativen Zellmembran, Flora 1840.*
143. — *Bildet die Cellulose die Grundlage sämtlicher vegetativen Membranen. Bot. Ztg., 1847, No. 497.*
144. — *Grundzüge der Anatomie und Physiologie der vegetativen Zelle, 1851.*
145. — *Ueber das Kieselskelett lebender Pflanzenzellen. Bot. Ztg., 19. Jahrg. (1861), No. 30. 31. 42.*
146. — *Ueber die Zusammensetzung der Zellmembran aus Fasern. Ebenda, Bd. 11 (1853), p. 753. 769.*
147. **Molisch, H.**, *Zur Kenntnis der Einlagerang von Kalkoxalatkristallen in der Pflanzenmembran. Oesterr. Bot. Ztschr., Bd. 23 (1882), p. 382.*
148. — *Ueber die Ablagerung von $CaCO_3$ im Stamm dicotyler Holzgewächse. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., Bd. 84 (1881).*
149. **Müller, N. J. C.**, *Polarisationserscheinungen pflanzlicher und künstlicher Colloidzellen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 1 (1883), p. 77.*
150. — *Polarisationserscheinungen und Molekularstruktur pflanzlicher Gewebe. Pringsh. Jahrb., Bd. 17, p. 1.*
151. — *Bot. Unters., Bd. 4, Heidelberg 1875.*

152. **Müller, O.**, *Die Ortsbewegung der Bacillariaceen. Ber. d. D. Bot. Ges. 1893, p. 571; 1894, p. 136; 1896, p. 54. 111; 1897, p. 70.*
153. — *Ueber den feineren Bau der Zellwand der Bacillariaceen. Du Bois Arch. f. Anat. u. Phys., 1871, p. 619.*
154. — *Poren in der Wand der Diatomeen. Ber. d. D. Bot. Ges., 1899, p. 386.*
155. **Murray, J.**, and **Irvine**, *On Silica and the siliceous remains of organismes in modern seas. Proceed. of Roy. Soc. Edinbourgh, Vol. 18 (1892), p. 229.*
156. **Nadelmann, H.**, *Ueber die Schleimendosperme der Leguminosen. Pringsh. Jahrb., Bd. 21, p. 609.*
157. **Naegeli, C. v.**, *Ueber die chemische Zusammensetzung der Stärkekörner. Vergl.-phys. Unters. II. Die Stärkekörner, 1858, p. 204.*
158. — *Ueber den inneren Bau der vegetabilischen Zellmembran. Abh. d. Bayr. Akad., Bd. 1 u. 2 (1864), auch Bot. Mitteil., Bd. 2, München 1866.*
159. — *Beobachtungen über das Verhalten des polarisierten Lichtes gegen pflanzliche Organisation. Ebenda, 1862.*
160. — *Die Anwendung des Polarisationsapparates auf die Untersuchung vegetativer Elementarteile. Bot. Mitteil., Bd. 1, München 1863, p. 186.*
161. — *Theorie der Gährung, München 1879.*
162. — *und* **Schwendener**, *Das Mikroskop, 2. Aufl., 1877.*
163. **Neumann, F. E.**, *Die Gesetze der Doppelbrechung des Lichtes in komprimierten oder ungleich erwärmten unkristallisierten Körpern. Abhandl. d. Berliner Akad., 1841, Berlin 1843.*
164. **Noll, F.**, *Experimentelle Untersuchungen über den Wachstum der Zellmembranen. Würzburger Habil.-Schrift u. Abh. d. Senckenbergschen nat. Ges., Bd. 15 (1887), p. 104.*
165. **Nowopokrowsky, J.**, *Ueber die Chlorzinkjodreaktion der Cellulose. Beiheft z. Bot. Cbl., 1. Abt., Bd. 28 (1912), p. 90.*
166. **Ostwald, Wolfg.**, *Grundriß der Kolloïdchemie, Dresden, Steinkopf, 1909.*
167. **Palla, E.**, *Beobachtungen über Zellhautbildung an des Zellkernes beraubten Protoplasten, Flora 1890.*
168. — *Ueber Zellhautbildung kernloser Plasmateile. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 24 (1906), p. 408.*
169. **Pauli, W.**, *Die kolloïden Zustandsänderungen der Eiweißkörper. Fortschr. d. naturwiss. Forschung, herausg. v. Abderhalden, Bd. 4 (1912), p. 223.*
170. — *Der kolloïdale Zustand und die Vorgänge in der lebenden Substanz, Braunschweig 1902.*
171. **Payen, E.**, *Mémoires sur le développement des végétaux, 1844.*
172. — *Concretions et incrustations minérales. Mém. prés. p. div. Sav. Sc. math. et phys., T. 9, p. 91.*
173. **Pfeffer, W.**, *Pflanzenphysiologie, Bd. 1 u. 2, 2. Aufl., 1904.*
174. — *Studien zur Energetik. Abhandl. d. Sächs. Ges. d. Wiss., 1892.*
175. — *Ueber den Einfluß des Zellkerns auf die Bildung der Zellhaut. Ber. d. Sächs. Ges. d. Wiss., 1896.*
176. **Pfitzer, E. J.**, *Ueber das Vorkommen von Kieselsäure bei den Orchideen. Flora, 1877, p. 245.*
177. — *Die Bacillariaceen (Diatomeen). Schenks Handb. d. Bot., Bd. 2 (1882).*
178. — *Bacillariaceen. Engler-Prantls Nat. Pflanzenfamilien.*
179. — *Ueber Einlagerung von Kalkoxalatkristallen in der pflanzlichen Zellhaut. Flora, 1872, p. 97.*
180. **Poporici**, *Ueber Struktur und Entwicklung eigenartiger Wandverdickungen in Samen. Inaug.-Diss., Bonn 1893.*
181. **Prinz, K.**, e **van Ermenghem**, *Recherches sur la structure de quelques Diatomées contenue dans le „Cementstein" du Jutland. Ann. de la Soc. Belge de Microsc., T. 8 (1883).*
182. **Puriewitsch, K.**, *Ueber die Wabenstruktur der pflanzlich organisierten Körper. Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. 15 (1897), p. 239.*
183. **Quincke, G.**, *Doppelbrechung der Gallerte beim Aufquellen und Schrumpfen. Ann. d. Physik., 4. Folge, Bd. 14 (1904), p. 849.*
184. — *Ibidem. Ber. d. Berliner Akad., Bd. 7 (1904).*
185. **Reinhardt, M. O.**, *Plasmolytische Studien zur Kenntnis des Wachstums der Zellmembran. Festschr. für Schwendener, Berlin 1899.*
186. — *Das Wachstum der Pilzhyphen, ein Beitrag zur Kenntnis des Flächenwachstums vegetativer Zellmembranen. Pringsh. Jahrb., Bd. 23 (1892).*
187. **Reinitzer, F.**, *Ueber ein Cellulose lösendes Enzym. Z. f. phys. Chem., Bd. 23 (1897), p. 175.*

188. **Reinke, J.**, *Untersuchung über die Quellung einiger vegetativer Substanzen. Bot. Abh. von Haustein, Bd. 4, p. 1.*
189. **Reiss, R.**, *Ueber die Natur der Reservecellulose. Landw. Jahrb., Bd. 18 (1889) p. 711.*
190. **Remec, V.**, *Ueber die spezifische Doppelbrechung der Pflanzenfasern. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., Bd. 110, I. Abt. (1901), p. 364.*
191. **Richter, C.**, *Beiträge zur Kenntnis der chemischen Beschaffenheit der Zellmembran bei den Pilzen. Ebenda, Bd. 83 (I) (1881), p. 494.*
192. **Richter, O.**, *Zur Physiologie der Diatomeen I u. II. Ebenda, Bd. 84 (1909).*
193. **Rosanoff, S.**, *Ueber Kieselsäureablagerungen in einigen Pflanzen. Bot. Ztg., 1871.*
194. **Rose, H.**, *Ueber die verschiedenen Zustände der Kieselsäure. Poggendorffs Ann., Bd. 68 (1860), p. 147.*
195. **Rosenstadt, B.**, *Ueber die Protoplasmafasern in den Epidermiszellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 75 (1911), p. 659.*
196. **Sachs, C.**, *Ueber die Sphärokristalle des Inulins. Bot. Ztg., 1864, p. 77. 85.*
197. — *Zur Keimungsgeschichte der Dattel. Ebenda, 1862.*
197a. **Schacht, H.**, *Anatomie und Physiologie der Pflanzenzelle. Berlin 1856.*
198. **Schimper, A. F. W.**, *Untersuchungen über das Wachstum der Stärkekörner. Ebenda, 1881, No. 12—14.*
199. **Schleiden**, *Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik, I. Aufl., 1842.*
199a. **Schnitzlein, E.**, *Wiss. Mitth. der phys.-med. Soc. in Erlangen, Bd. 1 (1858), p. 74.*
200. **Schridde, H.**, *Die Protoplasmafasern der menschlichen Epidermiszellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 67 (1906), p. 291.*
201. **Schultze, E.**, *und* **Steiger, E.**, **Maxwell, W.**, *und* **Winterstein**, *Zur Chemie der Pflanzenzellmembranen. Z. f. phys. Chem., Bd. 14 (1890), p. 227; Bd. 16 (1892), p. 387; Bd. 19 (1894), p. 38.*
202. **Schultze, Max**, *Die Struktur der Diatomeenschale verglichen mit gewissen aus Fluorkiesel künstlich darstellbaren Kieselhäuten. Verhandl. d. nat.-hist. Ver. d. preuß. Rheinlande u. Westphalens, 20. Jahrg., Bonn 1863.*
203. — *Die kolbenförmigen Gebilde in der Haut von Petromyzon und ihr Verhalten im polarisierten Licht. Müllers Arch., 1861.*
204. **Schulze, F. E.**, *Arch. f. mikr. Anat., Bd. 5 (1869), p. 205.*
205. **Schuberg, A.**, *Bütschlis Untersuchungen über den Bau quellbarer Körper und die Bedingungen der Quellung. Zool. Cbl., 7. Jahrg. (1910), No. 21—22.*
206. **Schütt, F.**, *Zentrifugules Dickenwachstum der Membran und extramembranöses Plasma. Pringsh. Jahrb., Bd. 33 (1899), p. 650.*
207. — *Studien über die Zelle der Peridineen. Ergeb. d. Plankton-Exped. d. Humboldt-Stiftung, Bd. 4 (1895).*
208. — *Zentrifugale und simultane Membran-Verdickungen. Pringsh. Jahrb., Bd. 35 (1901), p. 470.*
209. — *Die Erklärung des zentrifugalen Dickenwachstums der Membran. Bot. Ztg., Bd. 58 (1900), p. 245.*
210. **Schwendener, S.**, *Ueber Quellung und Doppelbrechung vegetativer Membranen. Ber. d. Berl. Akad., 1887, p. 659.*
211. — *Die Doppelbrechung vegetabiler Objekte. Ebenda, 1889, p. 1280.*
212. — *Nochmals über die opt. anomale Reaktion des Traganth- und Kirschgummis. Ebenda, 1890, p. 1131.*
213. **Schwendener, E.**, *und* **Krabbe, G.**, *Ueber die Beziehungen zwischen dem Maaß der Turgordehnung und der Geschwindigkeit der Längenzunahme wachsender Organe. Pringsh. Jahrb., Bd. 24 (1893).*
214. **Sokolowa, C.**, *Ueber das Wachstum der Wurzelhaare und Rhizoïden. Bull. de la Soc. d. Nat. de Moscou, 1897.*
215. **Solms-Laubach, Graf**, *Ueber einige geformte Vorkommnisse oxalsauren Kalkes in lebenden Zellmembranen. Bot. Ztg., 1871, No. 31.*
216. **Sonntag, P.**, *Die duktilen Pflanzenfasern, der Bau ihrer mechanischen Zellen etc. Flora, Bd. 99 (1909), p. 203.*
217. **Steinbrinck, C.**, *Zur Kritik von Bütschlis Anschauungen über die Quellungsvorgänge in der pflanzlichen Zellhaut. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 15 (1897), p. 29.*
218. — *Ist die Kohäsion des schwindenden Füllwassers der dynamischen Zellen die Ursache der Schrumpfungserscheinungen von Antheren etc. Ebenda, Bd. 16 (1898), p. 97.*
219. — *Ueber Schrumpfungs- und Kohäsionsmechanismen von Pflanzen. Biol. Ctbl., 1906, p. 657.*
220. — *Untersuchungen über die anatomischen Ursachen des Aufspringens der Früchte. Inaug.-Diss., Bonn 1873.*

221. **Steinbrinck, C.**, *Ueber den Oeffnungsmechanismus der Hülsen. Ber. d. D. Bot. Ges., 1883, p. 271.*
222. — *Ueber einige Fruchtgehäuse etc. Ebenda, p. 339.*
223. — *Ueber ein Bauprinzip der aufspringenden Früchte. Ebenda, 1884, p. 397.*
224. — *Untersuchungen über das Aufspringen einiger trockener Perikarpien. Bot. Ztg., 1878, p. 561.*
225. — *Zur Theorie der Flächenquellung und Schrumpfung vegetabiler Membranen etc. Verhandl. d. nat. Ver. d. preuß. Rheinlande, (5) Bd. 7, 2 (1891), besprochen Bot. Ztg., 1891, No. 42, p. 702.*
226. — *Ueber die anatomisch-physikalische Ursache der hyproskopischen Bewegungen pflanzlicher Organe. Flora, 1891, p. 193.*
227. — *Der Zahnbesatz der Laubmooskapseln als mutmaßlicher Prüfstein für Bütschlis Schrumpfungstheorie. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 14 (1896), p. 401.*
228. — *Ist die Kohäsion des schwindenden Füllwassers der dynamischen Zellen die Ursache der Schrumpfungsbewegung von Antherenklappen? Ebenda, Bd. 16 (1898), p. 97.*
229. — *und* **Schinz, Z. M.**, *Ueber die anatomische Ursache der hygrochastischen Bewegungen der sogenannten Jerichorosen und einiger anderer Wüstenpflanzen. Flora, Bd. 98 (1908).*
230. **Stener, A.**, *Planktonkunde, Leipzig und Berlin, Teubner, 1910.*
231. **Studnička, E.**, *Vergleichende Untersuchungen über die Epidermis der Vertebraten. Anat. Hefte, Bd. 39 (1909).*
232. **Strasburger, E.**, *Ueber das Wachstum vegetativer Zellhäute. Histol. Beiträge, 2. Heft (1889), Jena, G. Fischer.*
233. — *Die pflanzlichen Zellhäute. Pringsh. Jahrb., Bd. 31 (1898), p. 539.*
234. — *Ueber Azolla, Jena 1893.*
234a. **Struve, G.**, *De silicia in plantis nonullis, Berol. 1835.*
235. **Tischler, G.**, *Ueber die Verwandlung der Plasmastränge im Embryosack von Pedicularis in Cellulosa. Inaug.-Diss., Königsberg 1899.*
236. — *Die Bildung der Cellulose. Biol. Ctbl., Bd. 21 (1901), p. 247.*
237. **Townsend, Ch. O.**, *Der Einfluß des Zellkerns auf die Bildung der Zellhaut. Pringsh. Jahrb., Bd. 30 (1897), p. 484.*
238. **Turner, E.**, *Chemische Untersuchungen des Tabaschirs. Schweiggers Journ. f. Chem. u. Phys., Bd. 52 (1828), p. 427.*
239. **Uloth, A.**, *Ueber Pflanzenschleim und seine Entstehung in der Samenepidermis von Plantago maritima und Lepidium sativum. Flora, 1875, p. 193.*
240. **Unger, J.**, *Kalktuffbildung bei Moosen. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., Bd. 43 (II).*
241. **Valentin, G.**, *Die Untersuchungen der Pflanzen- und Tiergewebe im polar. Licht, Leipzig 1861.*
242. **de Vries**, *Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung, Leipzig 1877.*
243. — *Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft. Pringsh. Jahrb., Bd. 14 (1884).*
244. — *Ueber die inneren Vorgänge bei den Wachstumsvorgängen mehrzelliger Organe. (Bot. Ztg., 1879.*
245. **Waldeyer, W.**, *Die neueren Ansichten über den Bau und das Wesen der Zelle. D. med. Wochenschr., 1895, p. 800.*
246. **Warming**, *La famille des Podostemacées. Etudes Copenhague 1889.*
247. **v. Weimarn, P. P.**, *Kolloid-Zeitschrift, Bd. 2, p. 82. 200 u. 2. Suppl., p. 56.*
248. **Wiesner, J.**, *Untersuchungen über die Organisation der veget. Zellhaut. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., Bd. 93 (1886), p. 17.*
249. — *Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz, Wien 1892.*
250. — *Ueber den Nachweis von Eiweißkörpern in Pflanzengeweben. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 6 (1888).*
251. **Wille, N.**, *Ueber die Entwicklung der Pollenkörner und das Wachstum der Membranen durch Intussusception. Christiania Videnskabs-Selskabs Forhandlinger, 1886.*
252. **Winterstein, E.**, *Ueber ein N-haltiges Spaltungsprodukt der Pilzcellulose. Ber. d. D. Chem. Ges., 27. Jahrg., Bd. 3 (1894), p. 3113. 3509.*
253. — *Ibidem. Z. f. phys. Chem., Bd. 19 (1894), p. 521; Bd. 21 (1895), p. 134; Bd. 26 (1899), p. 438.*
254. **Wisselingh, C. v.**, *Sur la paroi des cell. suber. Arch. Néerl., T. 22 (1888), p. 44; T. 26 (1893), p. 305.*
255. — *Mikrochemische Untersuchungen über die Zellwände der Fungi. Pringsh. Jahrb., I, 31. Jahrg. (1898), p. 619.*
256. **Wortmann**, *Beiträge zur Physiologie des Wachstums. Bot. Ztg., 1889.*

257. **Zacharias, E.,** *Ueber das Wachstum der Zellhaut bei Wurzelhaaren. Flora, 1891, p. 467.*
258. — *Ueber Entstehung und Wachstum der Zellhaut. Pringsh. Jahrb., Bd. 20 (1889).*
259. **Zimmermann, A.,** *Molekular-physikalische Untersuchungen. I. Ueber den Zusammenhang zwischen Quellbarkeit und Doppelbrechung. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 1 (1883), p. 533. — II. Ueber den Zusammenhang zwischen der Richtung der Tüpfel und der opt. Elastizitätsachsen. Ebenda, 1884, p. 124. — III. Ueber das Verhalten der opt. Elastizitätsachsen veget. Zellmembranen bei der Dehnung. Ebenda, 1884, p. 35.*
260. — *Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 9 (1891), p. 81.*
261. — *Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle. Schenks Handb. d. Bot., Bd. 3, 2.*
262. — *Ueber mechanische Einrichtungen zur Verbreitung der Samen und Früchte. Pringsh. Jahrb., Bd. 12 (1879/81), p. 542.*
263. — *Ueber die Ursache der Anisotropie organischer Substanzen. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 2 (1884), p. XLVII.*
264. — *Ueber die mechanischen Erklärungsversuche der Gestalt und Anordnung der Zellmembranen. Beitr. z. Morph. u. Physiol. d. Pflanzenzellen, II. Heft, Tübingen 1892.*
265. — *Die botanische Mikrotechnik, Tübingen 1892.*
266. **Zsigmondy, Rich.,** *Über die Struktur des Gels der Kieselsäure. Z. f. anorg. Chem., Bd. 7 (1911), p. 356.*
267. — *Kolloidchemie. Ein Lehrbuch, Leipzig (O. Spamer) 1912.*

III. Zellhüllen und Gehäuse der Protozoen.

A. Infusorien, Flagellaten und Rhizopoden.

1. Struktur der Schalen, physikalische und chemische Eigenschaften.

Während sich bei pflanzlichen Zellen (auch schon bei den Protophyten) in der Regel eine sehr scharfe Sonderung (namentlich auch im chemischen Sinne) zwischen Zellhaut und Plasmakörper geltend macht, ist dies bei vielen Protozoen nicht in gleichem Maße der Fall. Auch bleiben die Hüllen unter allen Umständen an mindestens einer Stelle offen. Daran ist in erster Linie die gänzlich abweichende Ernährungsweise schuld, die einen freien Verkehr mit der Umgebung unbedingt fordert. Daher kommt es, daß wir auch in solchen Fällen, wo typische Zellhüllen vorkommen, dieselben als „Schalen“ oder „Gehäuse“ entwickelt finden, die nicht einmal immer als Ausscheidungen des betreffenden Organismus gelten können, sondern gar oft aus von außen aufgenommenen Fremdkörpern „gebaut“ werden (viele Rhizopoden).

a) Infusorien und Flagellaten.

Rhumblers Befunde einer immer noch reversiblen gelatinierenden Ektoplasmaschicht bei gewissen Amöben (vgl. Einleitung p. 325) bilden den Uebergang zu den Verhältnissen, wie sie bei Euglenen und ciliaten Infusorien gegeben sind, wo die äußere Grenzschicht des Plasmakörpers zu einer festeren und schärfer begrenzten, aber mit demselben doch fest zusammenhängenden Haut geworden ist, die außerdem oft noch durch besondere sichtbare Strukturen ausgezeichnet ist.

Die äußerste Peripherie des Euglenenkörpers wird von einer Membran gebildet, die nach innen scharf begrenzt, in der Hauptsache aus eiweißartigen Stoffen besteht (Klebs, 43a). Bei allen Euglenen besitzt diese „Hülle" eine mehr oder minder ausgebildete Struktur in Form von spiraligen Streifen, die bisweilen deutlich als Verdickungen auf der Oberfläche hervortreten. Einer ganz ähnlichen Streifung begegnen wir auch sehr häufig in der äußersten Schicht („Pellicula") des Infusorienkörpers. „Die Hauptstreifen ziehen (bei Paramaecium) einander parallel in der Längsrichtung auf der Bauchseite, abgesehen vom Peristomfeld von links vorn nach rechts hinten. Ein etwas schwächeres System besteht aus die Hauptstreifen annähernd rechtwinklig kreuzenden Nebenstreifen, die von rechts vorn nach links hinten verlaufen" (Lang). Vielleicht darf man in dieser Struktur ein Analogon zu der „Streifung" gewisser Pflanzenmembranen erblicken. „Unter der Pellicula liegt eine dünne Schicht, die auf dem optischen Durchschnitt sehr fein und senkrecht zur Oberfläche gestrichelt erscheint. Diese „Alveolarschicht" hat eine äußerst feine Wabenstruktur und die genannten Striche oder Streifen entsprechen den Scheidewänden zwischen den mit Flüssigkeit erfüllten Alveolen oder Wabenzellen. Entsprechend dieser Struktur erscheint die Schicht bei Oberflächenbetrachtung äußerst fein polygonal gefeldert" (Lang, l. c.).

Bütschli rechnet die Alveolarschicht der Infusorien nicht unter die Zellmembranen im gewöhnlichen Sinne, da sie sich nicht erheblich vom übrigen Plasma unterscheidet. Anderseits glaubt er aber, „daß sie sich häufig durch Solidifikation zu einer festen Membran entwickelt, die man dann als Zellmembran bezeichnen kann". So erscheint die äußere Grenzlamelle der Alveolarschicht, die Pellicula tatsächlich oft fest. Daß aber auch die gesamte Alveolarschicht fest werden kann, scheint aus dem Umstande hervorzugehen, daß bei manchen Ciliaten (Vorticellen, Nassula) unter ihr noch eine zweite Radiärschicht vorkommt, was die Festigkeit der äußeren hinreichend beweisen dürfte (Bütschli). Hier sind auch die zierlichen häutigen „Gehäuse" der Tintinnen (meerbewohnender Ciliaten) zu nennen, die durchweg eine mehr oder weniger feine Kammerung oder Wabung der ganzen Wand oder doch ihrer Grenzschichten zeigen (Rich. Biedermann, Fig. 43).



Fig. 43. *Dictyocysta elegans.* (Tintinne). (Nach Rich. Biedermann).

Typische, meist glocken- oder flaschenförmige Gehäuse bilden auch sehr viele Flagellaten. Wenn es auch als sicher gelten darf, daß diese in der Regel ganz durchsichtigen und anscheinend strukturlosen Schalenbildungen ursprünglich in unmittelbarer Berührung mit dem sie erzeugenden Plasmakörper entstehen, so tritt doch später zwischen dem abgesonderten Produkt und dem absondernden Zellleibe ein Zwischenraum auf, der es dem letzteren gestattet, sich innerhalb der zum Gehäuse gewordenen Absonderung einer gewissen Beweglichkeit zu erfreuen. Es besteht so eine ganz ähnliche Beziehung zwischen der einzelnen Zelle und dem von ihr gebildeten Gehäuse, wie etwa bei einer Schnecke zwischen Tier und Schale. Sehr häufig treten durch Ausscheidung von Stielen mehrere oder sehr zahl-

reiche Individuen zu einem Stocke oder einer Kolonie zusammen, so daß es kaum möglich ist, den Anteil der gemeinsamen Stützsubstanz, der jedem Einzelindividuum zukommt, scharf abzugrenzen.

Hand in Hand mit einer solchen morphologischen Sonderung zwischen Zellprodukt und Zellkörper geht dann in der Regel auch eine chemische Differenzierung. Am verbreitetsten sind bei den Flagellaten Gallerthüllen, Cellulosehüllen und endlich Gehäuse aus einer Substanz, die gewöhnlich als chitinähnlich bezeichnet wird, die aber wahrscheinlich dem Keratin näher steht. Ein sehr instruktives Beispiel von Gallerthüllen liefert *Mastigosphaera gobii* (A. Lang, 46, p. 100). Ferner sämtliche Volvociden. Desgleichen finden sich zahlreiche Zellkörper aggregiert in den Gallertstöcken der Spongomonadinen, wo ebenfalls die Gallerthüllen der einzelnen Individuen zu einem gemeinsamen Mantel zusammenfließen. Kann man in solchen Fällen noch zur Not von einer Zellmembran der Einzelindividuen sprechen, so geht dies doch bei vielen anderen Flagellaten-Kolonien nicht mehr an. So kennt man zahlreiche Beispiele, wo die von den Einzeltieren ausgeschiedene Gallerte verzweigte korallenähnliche Stöcke bildet, die aus hohlen Röhren bestehen, in deren offenen Mündungen die Geißelzellen stecken, deren Produkt jene darstellen. Bei *Cladomonas* (Lang, l. c. p. 102) findet sich eine dichotomisch verzweigte Gallertröhre. In dem frei vorragenden Ende der Röhrenäste wohnt je ein Einzeltierchen. Auch der überaus zierliche Röhrenbau von Rhipidodendron besteht aus dichotomisch verästelten Gallertröhren, die aber nicht isoliert bleiben, sondern, indem sie sich dichtgedrängt in einer Ebene anordnen, miteinander zu einem Fächer verwachsen, der weiterhin in einzelne Fächerlappen ausstrahlen kann. Die Röhren sind am freien Rande der Fächer offen und beherbergen hier je ein Einzeltierchen. Jede Kolonie wird von einem einzigen Tier gegründet, das eine einfache Röhre abscheidet.

Hier, wie in der Regel bei Flagellaten handelt es sich um Abscheidungen aus dem hinteren Körperpol. Die Stiele von *Dendromonas* werden nach Bütschli (20) „von einer ziemlich steifen, durchsichtigen homogenen und farblosen Masse gebildet, deren Verhalten gegen Reagentien wenig bekannt ist“. Auch bei *Anthophysa* erscheinen die jugendlichen Stiele farblos, die älteren dagegen gelb bis gelbbraun. Schon die jungen Stiele zeigen eine etwas granulierte Beschaffenheit, die später einer feinen Längs- oder Spiralstreifung Platz macht. Nach Bütschli beruht jene granuläre Beschaffenheit auf der eigenartigen Entstehungsweise der Stiele, die zuerst durch Kents Untersuchungen aufgeklärt wurde.

Schon Ehrenberg machte die interessante Beobachtung, daß bei Fütterung der *Anthophysa*-Kolonien mit Indigo die Farbstoffpartikelchen sehr bald von dem Hinterende ausgeschieden und so in die gleichzeitig sezernierte Stielmasse eingelagert werden. Es sind daher die Granulationen wahrscheinlich auf Exkretionsprodukte zurückzuführen, die ähnlich wie die unverdaulichen Farbstoffteilchen am Hinterende der Tiere ausgeschieden werden. Die spätere streifige Beschaffenheit sucht Kent so zu erklären, daß die Streifen den Anteil bezeichnen, den jedes Individuum einer Gruppe am Aufbau des Gesamtstieles genommen hat.

b) Kiesel- und Fremdkörperschalen, Rhizopoden (Testaceen).

Eingehendere Kenntnisse besitzen wir über die Gehäuse (Schalen) der Süßwasser-Rhizopoden.

Nach Awerinzew (3) sind die primitiven, nur aus organischer Substanz bestehenden Gehäuse der Süßwasser-Rhizopoden (Testaceen) stets feinwabig gebaut und bestehen meist aus 2 Schichten, einer sehr dünnen inneren, die aus organischer Substanz mit etwas Kieselsäure besteht, und einer äußeren, die in vielen Fällen aus den verschiedensten fremden, von außen aufgenommenen Materialien zusammengesetzt ist. Der Charakter der Gehäuse hängt dann hauptsächlich von den morphologischen und chemischen Eigentümlichkeiten dieser letzteren Schicht ab. An die einfach wabigen Gehäuse schließt sich ihrer Struktur nach die Schale von *Arcella* an, welche nach Bütschli, Hertwig und Lesser (41) auch aus 2 Schichten bestehen soll, einer inneren dünnen strukturlosen und einer äußeren, aus hexagonalen, mit Flüssigkeit gefüllten Prismen bestehenden Lage. Auch Rhumbler (70, 71) läßt die *Arcella*-Schale „aus kleinen hexagonalen Prismen bestehen, die in ihrer Anordnung die auf der Rückseite von Taschenuhren gewöhnlich angebrachte Zeichnung erkennen lassen“. Er glaubt, „daß die Prismen ihre Entstehung aus kleinen kugeligen Tröpfchen (Phaeosomen) nehmen, die an der Oberfläche in Berührung mit dem Wasser erstarren oder eine Niederschlagsmembran abscheiden und dabei sich durch gegenseitigen Druck zu sechseckigen Prismen abplatten, etwa wie die Zellen eines Zylinderepithels.“ Nach den Untersuchungen von Awerinzew besteht die

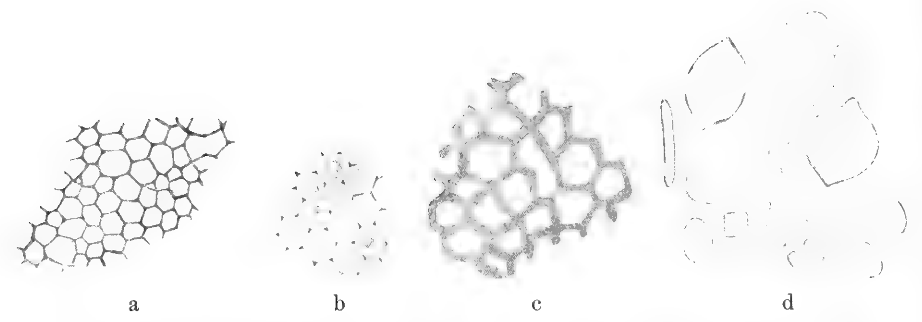


Fig. 44. *Arcella vulgaris.* a Oberflächenansicht des Gehäuses. b Gehäuse nach Sodabehandlung. c Gehäuse bei herabgesetzten Luftdruck ausgetrocknet. d Isolierte Plättchen aus dem Gehäuse von *Nebela* spez. (Nach Awerinzew.)

äußere Gehäuseschicht bei *Arcella* nicht immer aus regulären hexagonalen Prismen, sondern man sieht im optischen Querschnitt häufig unregelmäßige Dreiecke und Vierecke, welche bisweilen sogar einspringende Winkel aufweisen (Fig. 44). Bei Einwirkung starker Sodalösung sah Awerinzew innerhalb der einzelnen Prismen helle, mit Flüssigkeit erfüllte Vakuolen auftreten, die schließlich miteinander verschmolzen und die ganze Höhlung der Prismen ausfüllten (Fig. 44b). Ganz besonders deutlich erscheint die Struktur an mit Alkohol und Xylol imbibierten und nachher ausgetrockneten Schalen (Fig. 44c). Wie Rhumbler nimmt auch Awerinzew an, daß die äußere Schicht des Gehäuses von *Arcella* ursprünglich aus einzelnen kugeligen Gebilden aufgebaut wird, die von einem organischen Bindemittel miteinander verkittet werden. Indem diese Kügelchen gegenseitig einen Druck aufeinander ausüben, nehmen sie eine polygonal prismatische Gestalt an.

Vielfach erscheint namentlich bei Süßwasser-Rhizopoden (selten bei Foraminiferen) die äußere Schalenschicht aus bestimmt geformten, meist plätt-

chenartigen Gebilden aufgebaut, welche als das Produkt einer sekretorischen Tätigkeit der betreffenden Zelle aufzufassen sind, sowie ja auch sicher das gleiche von den tropfigen Elementen der *Arcella*-Schale anzunehmen ist. Es kommt das sowohl bei lobosen Formen (*Laquereusia, Quadrula, Arcella,* einige Difflugien) sowie bei Repräsentanten der *Rhizopoda filosa monostomata* vor (*Cyphoderia, Euglypha*).

Wieder in anderen Fällen erscheint die Schale aus von außen aufgenommenen Fremdkörpern gebildet (Difflugien) oder es mischen sich solche unter die eigenen Sekretionsprodukte (Fig. 45). Zur Unterscheidung der letzteren von den ersteren kann man sich, wie zuerst WALLICH (88) und später RHUMBLER (66) gezeigt haben, oft mit Vorteil des polarisierten Lichtes bedienen, da die vom Plasma der Rhizopoden selbst erzeugten Bausteine (Plättchen) der Gehäuse immer einfach brechend

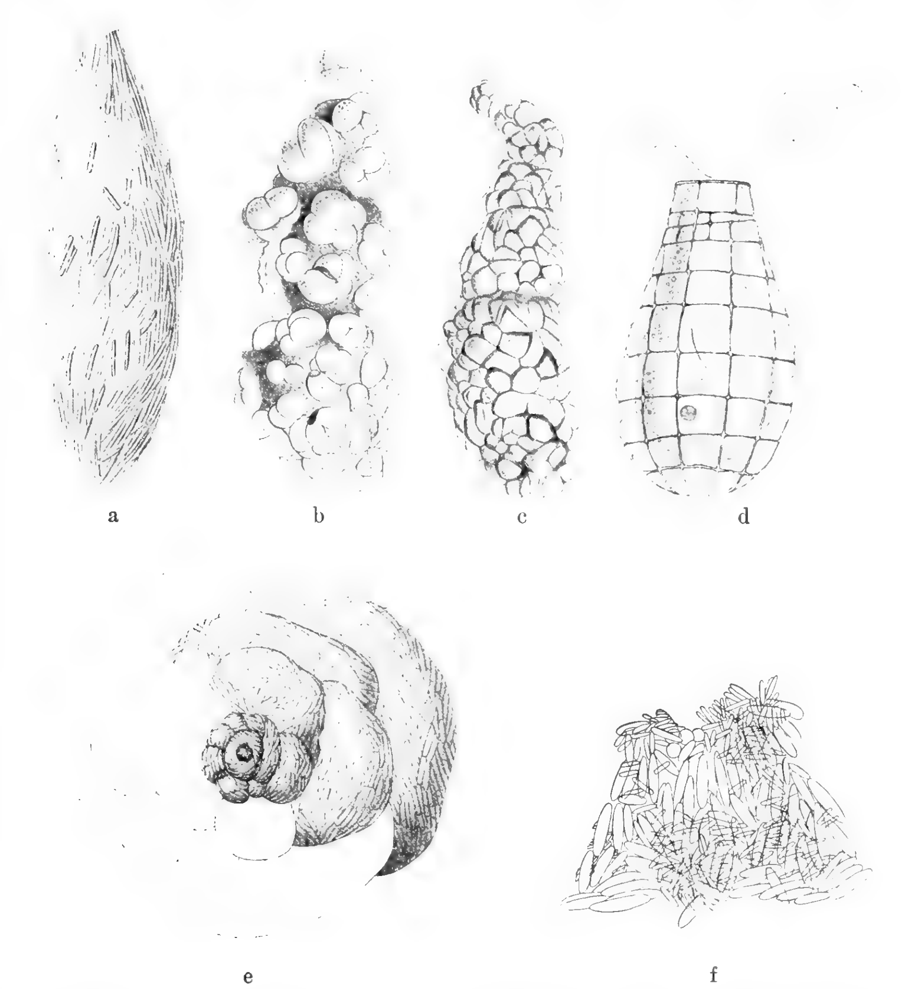


Fig. 45. a *Technitella legumen.* Die äußere Schale besteht aus Spongiennadeln. b *Rheophax scorpiurus.* Gehäuse aus Globigerinengehäusen bestehend, c dasselbe aus Sandkörnchen aufgebaut. d *Quadrula symmetrica.* e *Carterina spiculotesta.* f Bau der Schale bei stärkerer Vergrößerung. (a, b, c, e, f nach BRADY, Chall.-Rep., d nach BÜTSCHLI, Protozoa.)

sind. Die Form dieser Sekretionsprodukte kann sehr verschieden sein: So finden sich bei *Laqueuresia* unregelmäßige wie aus einzelnen Kügelchen zusammengeklebte oder verzweigte Körperchen oder dünne vieleckige Plättchen, wie bei manchen Difflugien und bei *Nebela* (Fig. 44d), regulär quadratische oder rechteckige Elemente wie bei *Quadrula* (Fig. 45d); kleine dreieckige, in regelmäßigster Weise aneinander gefügte Kieselplättchen, zwischen welchen kurze Kieselnadeln aufragen, bilden die Gehäuse von *Pamphagus bathybioticus* (Penard, 60, 62) oder endlich runde gewölbte oder eingebuchtete Scheiben und Ellipsen wie bei *Cyphoderia, Euglypha, Assulina, Sphenoderia*, *Trinema*, *Carterina* Fig. 45e, f. Ihrer chemischen Natur nach bestehen diese Gebilde im wesentlichen aus Kieselsäure. Nur bei *Quadrula subglobosa* sollen nach Lagerheim (45), dessen Beobachtung Penard bestätigte, die Plättchen kalkig sein. Die sogenannten „Pseudoquarze", denen Penard zuerst als Konstituenten von Testaceen-Schalen nähere Aufmerksamkeit schenkte, sehen Quarzkörnchen äußerst ähnlich, haben aber deutlich abgerundete Ecken und Kanten und sind meist bläulichgrün. Ihr Hauptcharakteristikum ist aber wohl eine der Gehäusewand konforme Wölbung. Bei gekreuzten Nicols erscheinen sie dunkel, während wirkliche Quarzkörnchen in allen Farben erstrahlen. Rhumbler fand solche auch bei gewissen sandschaligen Foraminiferen (66).

Aus selbstgebildeten Kalkblättchen bestehen die Schalen gewisser Flagellaten. Schon seit langer Zeit kennt man unter dem Namen der Coccolithen kleine, verschieden gestaltete Kalkplättchen, die an dem Aufbau mancher Kalk- und Kreidefelsen und auch an der Zusammensetzung rezenter Meeressedimente hervorragend beteiligt sind. Von Ehrenberg 1836 entdeckt, sind sie lange für Gebilde anorganischen Ursprungs gehalten worden, bis zuerst Wallich (83) erkannte, daß es sich hier um die Skeletteile kleiner, an der Oberfläche des Meeres lebender Organismen handelt, die er als Coccosphären bezeichnete. Ostenfeld (57) wies dann 1900 einen Kern in dem Plasmakörper derselben nach und Murray und Blackmann beschrieben 1898 einen gelbgrünen zentralen Chromatophor. Damit war festgestellt, daß die Coccolithen bildenden Organismen einzellige pelagisch lebende Pflanzen sind, durch ihre geißelförmigen Bewegungsorganoïde als Flagellaten gekennzeichnet (H. Lohmann, 53). Im ausgebildeten Zustand erscheint der Plasmakörper entweder nackt oder von einer aus organischer Substanz bestehenden Zellmembran umhüllt, die ihrerseits wieder von der aus Coccolithen gebildeten Schale umschlossen wird. Zwischen dieser und der Zellmembran findet sich vielfach eine dicke Gallertschicht eingelagert. Die Coccolithen selbst sind nach Form und Größe sehr verschieden (Fig. 46). Im einfachsten Falle sind es elliptische oder kreisrunde dünne Kalkplättchen deren Rand bisweilen wulstig verdickt (Discolithen) oder nach innen oder außen emporgewölbt ist, so daß mützen-, napf- oder becherförmige Coccolithen entstehen (Lopadolithen, Calyptrolithen). In anderen Fällen bestehen sie aus zwei durchbohrten Scheiben und einem röhrenförmigen Verbindungsstück (Cyatholithen) oder aus einer durchbohrten Basalscheibe (Placolithen) und einem auf ihr rechtwinklig stehenden langen durchbohrten Fortsatz (Rhabdolithen).

In bezug auf die organische Grundsubstanz (resp. Kittsubstanz) der Rhizopodengehäuse findet man fast immer die Angabe, es handle sich um Chitin oder wenigstens um eine chitinähnliche Substanz, selbst wenn dieselbe, wie es oft der Fall ist, in kochender Kalilauge sowie in heißen konzentrierten Mineralsäuren sich löst. Auf Grund dieser und anderer Reaktionen hat Rhumbler die Vermutung ausgesprochen, daß die Kittmasse den Hornsubstanzen (Keratin) zuzurechnen sei „Pseudochitin". Awerinzew (1, 2) konnte an der organischen Grundmasse der Schale von *Peneroplis*, die nach den Unter-

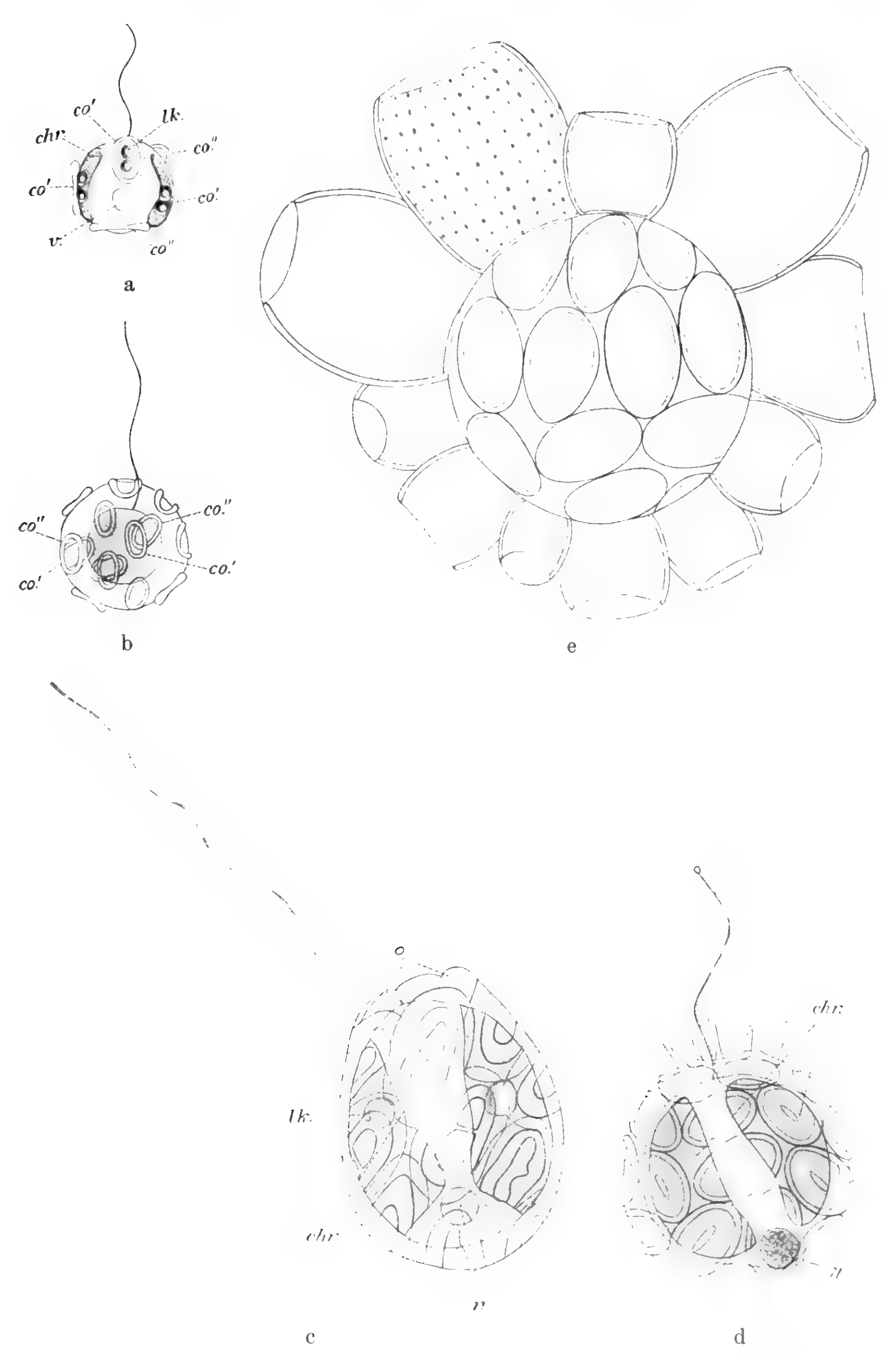


Fig. 46. Verschiedene Coccolithophoriden. a *Pontosphaera Huxleyi*. Junges Individuum mit Geißel, *co'* Coccolithen, *chr* Chromatophoren. b Aelteres Exemplar, dessen Schale von der Zelle abgehoben ist; unter der äußeren Schale ist eine zweite, ihr enganliegende Schale gebildet, deren Coccolithen (*co''*) anders orientiert sind (nur 3 Coccolithen der inneren Schale sind gezeichnet). c *Coccolithophora Wallichi* mit zwei großen (dunklen) Chromatophoren. Die Coccolithen sind in Spirallinien geordnet. d *Syracosphaera pulchra*. e *Syracosphaera Apsteinii;* Schale mit einem lückenlosen Ringe von becherförmigen Coccolithen verschiedener Größe. (Nach LOHMANN.)

suchungen Winters (87) in ihrem chemischen Verhalten große Uebereinstimmung mit den von Rhumbler angegebenen Reaktionen aufweist, mit Hilfe von Millons Reagens und durch die Xanthoproteinreaktion den Albuminoïdcharakter der Kittmasse sicher feststellen. Er bezeichnet die Kittsubstanz der Süßwasser-Testaceen, die im wesentlichen mit der der Foraminiferen übereinstimmt, als „Pseudochitin“ und erkennt ihr innerhalb des Bereiches der Albuminoïde die meiste Aehnlichkeit mit den Keratinsubstanzen zu. Durch Erhitzen der Schalen von *Arcella*, *Difflugia* u. a. läßt sich nach Awerinzew in jedem Falle das Vorhandensein organischer Substanz nachweisen, andererseits ist zu bemerken, daß nach dem Glühen die ursprüngliche Form der Gehäuse fast immer erhalten bleibt und nur die feinste Struktur vielfach zerstört wird. In Uebereinstimmung mit Penard und Rhumbler zieht Awerinzew hieraus den Schluß, daß in den betreffenden Fällen immer Kieselsäure vorhanden ist, auch wenn sie nicht in Gestalt besonderer geformter Elemente auftritt. Man muß dann annehmen, daß die gesamte organische Substanz der Gehäuse gleichmäßig von Kieselsäure durchtränkt ist. Während die Gehäuse der Süßwasser-Rhizopoden meist farblos und nur selten gelb oder braun gefärbt erscheinen, ist die Kittmasse bei den Foraminiferen, wo sie nicht vorwiegend aus Kalk besteht, meist braun. Es rührt dies nach Rhumbler von einem Eisenoxydsalz her. Mit Hilfe der Berlinerblau-Reaktion konstatierte dasselbe Awerinzew bei den Schalen von *Arcella* und *Difflugia*. Einige chemische Analysen, die Brady (8) mitteilt, lassen erkennen, daß außer dem Eisensalz, das mit nicht bestimmten Mengen von Aluminiumsalzen zusammen 2,4—16,3 Gewichtsprozente ausmachte, auch bei den sandschaligen Formen schon 2,9—7,3 Proz. $CaCO_3$ vorkommen, während der Kieselgehalt zwischen 76,1 und 94,7 Proz. bei den untersuchten Formen (*Rhabdammina*, *Hyperammina*, *Haplophragmium* und *Cyclammina*) schwankte. Da, wo in der Kittmasse der Kalk erheblich vorwiegt (gewisse Textuliniden, Haplophragmien, Trochamminen, *Craterularia*) nimmt die Schale oft eine weiße statt der sonst üblichen braunen Färbung an. Hieran reihen sich dann die reinen Kalkschalen, bei welchen es innerhalb einer organischen Grundmasse, die ihrer chemischen Natur nach die gleiche zu sein scheint, wie bei den Fremdkörperschalen, zur Ausscheidung von $CaCO_3$ (Calcit) kommt.

c) Die kalkschaligen Foraminiferen.

Die Calcit-Natur des in den „reinen“ Kalkschalen der Foraminiferen enthaltenen Kalkes (ca. 86—94 Proz.) ist schon von Lister nachgewiesen worden und wurde neuerdings von Bütschli unter Anwendung aller Kautelen bestätigt (21a). Wie in der anorganischen Natur, so ist auch Calciten organischen Ursprungs in der Regel isomorphes Magnesiumkarbonat beigemischt. Bütschli unterscheidet je nach der Menge dieser Beimischung 2 Gruppen organischer Calcite, eine mit relativ hohem (5,08—9,38 Proz.) und eine andere mit geringem (0,5—0,9 Proz.) $MgCO_3$-Gehalt. Zur ersten Gruppe zählen die Calcispongien, Echinodermen, *Octocorallia*, zur zweiten die Molluskenschalen. Bei den Foraminiferen kommen anscheinend beide Extreme nebeneinander vor. Der $MgCO_3$-Gehalt wechselt hier nämlich zwischen 0,3 und 12,52 Proz. Es lassen sich in günstigen

Fällen 4 verschiedene Schichten der Schalenwand unterscheiden: ein inneres Schalenhäutchen (Pseudochitintapete RHUMBLER), die stark verkalkte primäre Kammerwand, die sekundäre (exogene) Schalensubstanz, die sich als zentrifugale Kalkverdickung von außen auflagert und bei den perforaten Formen meist geschichtet erscheint, und endlich das äußere Schalenhäutchen. Im Gegensatz zu KÖLLIKER, der außer dem letzteren und dem inneren Schalenhäutchen kaum eine Spur organischer Substanz nach Lösung des Kalkes angetroffen haben wollte, muß im Anschluß an die ersten Mitteilungen von M. SCHULTZE und CARPENTER durch die neueren übereinstimmenden Untersuchungen von BÜTSCHLI (20, 21a), RHUMBLER (66, 71), AWERINZEW (2) und WINTER (87) für ausgemacht gelten, daß die organische Substanz die Kalkwand allerwärts bis in die kleinste Mikrostruktur hinein vollständig imprägniert (RHUMBLER) Fig. 47. Dessenungeachtet sind aber die Gewichtsmengen der eingeschlossenen organischen Grundsubstanz relativ gering im Vergleich zu dem Volum, das sie durchsetzen. BÜTSCHLI hält den von ihm berechneten Wert von 4,35 Proz. für noch zu hoch. Im allgemeinen darf man wohl annehmen, daß das innere Schalenhäutchen den Abschluß der Wandbildung nach innen darstellt; „es wird vom Weichkörper als Tapete gegen die kalkigen Bestandteile der Wand abgeschieden". Da, wo bei perforaten Formen Porenkanäle die Wand durchsetzen, senkt sich die Keratintapete in dieselben hinein und kleidet sie wenigstens teilweise aus (Fig. 47). Was die primäre Kammerwand betrifft, so erscheint dieselbe bei den imperforaten Formen (Milioliden, Orbitoliten) mächtig entwickelt und bildet hier den Hauptbestandteil der Schale, während sie bei den perforaten Kalkschalern nur eine verhältnismäßig dünne Schicht darstellt.

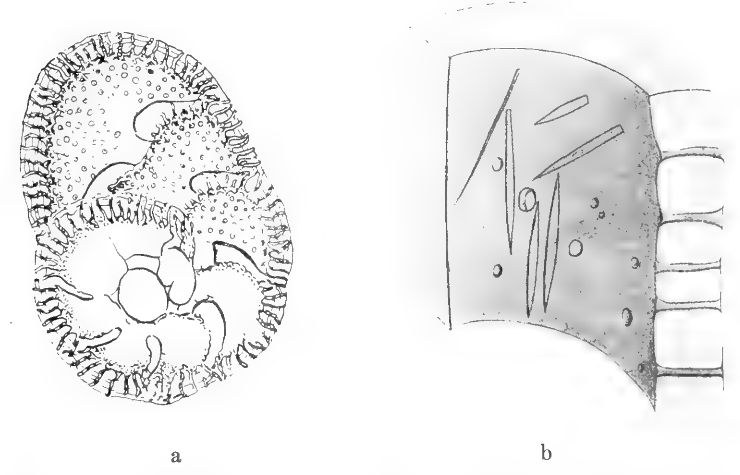


Fig. 47. *Truncatulina lobatula.* a Entkalkter organischer Rest. Man sieht von der Unterfläche her in den Schalenhohlraum hinein. Die Schalenwand zeigt die Schichtung der sekundären exogenen Schalensubstanz; das innere und äußere Schalenhäutchen treten wenig hervor. Die Poren besitzen dagegen eine relativ starke Pseudochitinauskleidung. (Nach RHUMBLER.)

b *Carpenteria raphidodendron.* Möb. Bau der Schalenwand. Die Pseudochitinlamellen sind dunkel gehalten. Das innere Schalenhäutchen senkt sich in die Porenkanälchen ein. (Nach DREYER.)

Die Anwesenheit von Poren, welche der Sarkode allseits Austritt verstatten, bietet hier die Möglichkeit, die primäre Kalkwand noch weiter durch exogene sekundäre Kalkauflagerungen zu verdicken. Dabei kommt es sehr oft zur Bildung von Schichten (Fig. 47), die sich manchmal auch noch an entkalkten Schalen erkennen lassen. Die exogene Schalensubstanz ist es auch, welche bei den Perforaten die äußere Ornamentierung bedingt. Das die äußerste Umgrenzung der Schale bildende oft außerordentlich dünne äußere Schalenhäutchen ist zwar seiner Lage nach bei imperforaten und perforaten Kalkschalen homolog, seiner Genese nach aber in den meisten Fällen nicht.

„Bei imperforaten Schalen entsteht es, wie erwähnt, als erste Wandbildung der kammerbauenden Sarkode nach dem äußeren Meerwasser hin und bleibt naturgemäß auch später die äußere Grenzschicht; bei den perforaten Kalkschalen dagegen ist es als nach der Wasserseite hin gelegene Grenzschicht der sekundär aufgelagerten exogenen Schalensubstanz anzusehen, sie ist also hier viel später erzeugt und behält auch begreiflicherweise ihre extreme Außenlage nicht dauernd bei, sondern wird während der einzelnen Abscheidungsperioden neuer sekundärer Schalensubstanz stets von neuem wieder mit Kalk überzogen. Sie muß dabei stets ihre Bezeichnung an die Außenschicht der zuletzt übergelagerten exogenen Kalkmasse abtreten und wird dabei selbst zu einer jener linienhaft dünnen Zwischenlagen, die innerhalb der sekundären Schalensubstanz die Schichtung bedingen“ (Rhumbler).

Auch die bei perforaten Kalkschalen so häufigen Oberflächendekorationen sind als sekundäre Auflagerungen seitens der durch die Poren ausgetretenen Sarkode aufzufassen, wie deutlich daraus hervorgeht, daß eben erst angelegte Neukammern noch keine Dekorationen zeigen. Nach Form und Bedeutung sind diese Skulpturen sehr verschieden.

Als parallel verlaufende oder netzartig verbundene Rippen dienen sie vielfach dazu, eine größere Festigkeit der Schalen herbeizuführen. (Schutz gegen Zerbrechungsgefahr.) Sehr häufig finden sich (wie auch bei anderen planktonischen Protisten) „Schwebedekorationen“ in Form oft sehr langer borstenförmiger Stacheln (*Globigerina*, *Orbulina*) oder dreiflügeliger Lanzen (*Hastigerina*). Im Gegensatz zur Häufigkeit einer sehr entwickelten Oberflächenplastik bei den Kalkschalen, fehlt eine solche den Sandschalen fast gänzlich. Wenn bei Sandschalern Stacheln zur Abwehr oder als Ausbreitungsgerüst für die Pseudopodien die übrige Wandfläche überragen, so werden sie ausnahmslos nur von Schwammnadeln gebildet.

Es bleibt nun noch die wichtige Frage zu besprechen, in welcher Form der Kalk in die Foraminiferenschalen eingelagert ist, und wir wollen einen ganz einfachen Fall zum Ausgangspunkt wählen.

Bei *Calcituba polymorpha* hat Schaudinn (73) die erste Abscheidung von Kalk an Plasmodien beobachtet, welche im Begriffe standen, sich eine neue Schale zu bilden. „Bei auffallendem Lichte erscheint das Tier dann mit einem feinen, weißen Niederschlag bedeckt; der Kalk wird also in Form feiner Körnchen ausgeschieden.“ Ob zuerst diese Körnchen oder das organische Häutchen abgeschieden werden, konnte Schaudinn nicht entscheiden, „da das letztere erst, wenn es eine gewisse Dicke erreicht hat, scharf vom Plasma zu

unterscheiden ist, während der Kalkbelag auch in feinster Verteilung bei auffallendem Licht zu erkennen ist." Im übrigen zeigt die fertige Kalkschale in ausgeprägtester Weise eine wabige Struktur im Sinne BÜTSCHLIS. Im Querschnitt erkennt man, daß sie aus 4—5 Schichten von Wabenräumchen besteht, deren Wände mit stark lichtbrechenden Körnchen dicht besetzt sind, deren Natur als $CaCO_3$ sich leicht durch Behandlung mit Säuren feststellen läßt. Es bleibt dann ein gelbliches anscheinend ganz homogenes Häutchen von gleicher Dicke wie die ursprüngliche Kalkschale zurück, an dem die Wabenstruktur nicht mehr erkennbar ist. Auch bei anderen Foraminiferen spielt nach den Untersuchungen von AWERINZEW (1, 2) die Wabenstruktur eine sehr wichtige Rolle. Bei *Peneroplis pertusus* ließen die Schalenwände mit schwachen Vergrößerungen eine feinkörnige Struktur erkennen, welche bei Betrachtung mit stärkeren Systemen faserartig erscheint. Bei genauer Untersuchung von Quer- und Längsschnitten der Schalenwandungen mit sehr starken Vergrößerungen und nach Erhitzen mit geschmolzenem Jodkalium (Schmelz-



Fig. 48. *Peneroplis pertusus.* a Schalenfragment nach Erhitzen in geschmolzenem Jodkalium. b Ganz kleine Bruchstückchen der Kalksubstanz der erhitzten Schale. c Ebensolche Fragmente von *Miliolina.* (Nach AWERINZEW.)

punkt bei 634° C) im Platinlöffel erwies es sich jedoch, daß die Gesamtdicke der Wandungen eine globulitisch wabige Mikrostruktur hat (Fig. 48a). Isoliert man durch Zerdrücken größerer derart vorbehandelter Sehalenstücke in Wasser oder geschmolzenem Kanadabalsam kleinste Fragmente, die bisweilen nur 2—3 oder gar nur 1 Wabenräumchen enthalten (Fig. 48b), so erkennt man, daß in den Knotenpunkten einzelner Waben der kohlensaure Kalk reichlicher abgelagert ist in Gestalt von kugeligen Aggregaten. Bisweilen tritt eine reihenweise Anordnung der Wabenräumchen, die bei schwächerer Vergrößerung eine faserige Struktur vortäuscht, auf das deutlichste hervor. Die Struktur des organischen Rückstandes der Schale von *Peneroplis* erwies sich ebenfalls wabig gebaut, doch gelang es nicht festzustellen, wie sich diese Struktur zu der der Kalksubstanz verhält. Am deutlichsten erscheint die globulitisch-wabige Struktur der Schalen bei den Arten von *Miliolina* ausgeprägt, wo sie sowohl an Präparaten, die erhitzt waren, wie auch an Schalenfragmenten, die aus Alk. abs. getrocknet und in geschmolzenen Kanadabalsam eingelegt waren, sichtbar wurde. „Bei diesen Schalen erlangen die sphärischen Kalkanhäufungen in den Knotenpunkten der

Waben eine sehr beträchtliche Größe und können sich häufig unmittelbar berühren (Fig. 48c), so daß die Mikrostruktur auf der Grenze zwischen einem globulitisch-wabigen und einem globulitischen Bau steht. Charakteristisch für die Mikrostruktur dieser Schalen ist die relative Stärke der Gerüstbälkchen gegenüber den von ihnen umfaßten Hohlräumchen.

α) Globuliten.

Als Globuliten hat man kleinste, oft an der Grenze der Sichtbarkeit stehende Tröpfcheu (Kügelchen) zu verstehen, welche sich unter Umständen sowohl aus Lösungen kristallisierbarer Körper ausscheiden können, wie auch aus solchen kolloidaler Substanzen. Die beim Verdampfen von Lösungen kristalloider Körper sich eventuell bildenden Globuliten sind wahrscheinlich als Tröpfchen einer sehr übersättigten Lösung der betreffenden Substanz anzusehen, welche mehr oder weniger rasch erstarren können. Auch bei der Einwirkung wässeriger Lösungen von zwei Metallsalzen, welche miteinander chemisch reagieren und wasserunlösliche Niederschläge geben, scheiden sich diese letzteren vielfach zunächst als Flüssigkeiten von ölartiger Konsistenz aus, indem übersättigte Lösungen des Niederschlages entstehen, welche erst später erstarren. So bildet sich durch Zusammenbringen von Lösungen kohlensaurer Alkalien und $CaCl_2$ oder $Ca(NO_3)_2$ zunächst ein flüssiger, ölartiger, klebriger Niederschlag von $CaCO_3$, der mehrere Sekunden, ja selbst stundenlang flüssig bleiben kann und, wie es scheint, eine äußerst fein globulitische Struktur zeigt. Schon Harting hat diesen gelatinösen Niederschlag beschrieben und auch erkannt, daß er bei der Bildung der weiteren Erzeugnisse zum Teil eine wichtige Rolle spielt. Er beobachtete, daß, wenn sehr konzentrierte Lösungen eines Kalksalzes ($CaCl_2$, $Ca(NO_3)_2$, Acetat) mit ebenfalls konzentrierten Lösungen von Na_2CO_3 oder K_2CO_3 vermischt werden (ohne Schütteln), zunächst überhaupt keine sichtbare Fällung entsteht. Bei passendem Verhältnis der Mischung gesteht die ganze Masse zu einer durchsichtigen Gallerte, die sich dann ganz allmählich trübt, indem sich winzige Kügelchen bilden, deren sphäritische Natur durch ihr optisches Verhalten leicht festzustellen ist, sobald sie einige Größe erreicht haben. Die außerordentliche Mannigfaltigkeit der hierher gehörigen Erscheinungen hat neuerdings Quincke zum Gegenstand eingehendster Studien gemacht (64a) auf die im folgenden noch wiederholt zurückzukommen sein wird. Läßt man sehr dünne Schichten einer 5-proz. Lösung von gewöhnlichem phosphorsauren Natrium auf einem Deckglas langsam eintrocknen, so bleiben dieselben in übersättigtem Zustande sehr lange flüssig. Durch Verreiben einiger Tröpfchen einer solchen übersättigten Lösung lassen sich leicht einige größere und eine Unzahl sehr feiner, bis mikroskopisch feinster Tröpfchen (Globuliten) erhalten. So ist es schon lange bekannt, daß sich auch Schwefel beim Verdunsten feiner Schichten seiner Lösungen in Alkohol, Terpentinöl, Schwefelkohlenstoff in Gestalt flüssiger Tröpfchen (Globuliten) abscheidet. Die gleichen Tröpfchen entstehen auch beim Ausfällen der alkoholischen Lösung mit Wasser und bei Abscheidung des Schwefels aus manchen seiner Verbindungen, so insbesondere bei der Bildung der sogenannten Schwefelmilch durch Zersetzung wässeriger Lösungen alkalischer Supersulfurate durch Säuren (Bütschli, 14). Nach Bütschlis Untersuchungen hätte man es hierbei nicht mit übersättigten Tröpfchen von Schwefellösung zu tun, sondern mit „überschmolzenen“ Tröpfchen. Man erhält solche S-Globuliten von sehr verschiedener Größe am besten durch Verdunsten einer Mischung von 1 Volum Kanadabalsam mit 2 Volumen CS_2 und ein wenig schwacher Lösung von S in CS_2.

Läßt man alkoholische Schellacklösung in dünner Schicht auf einem Objektträger verdunsten, so bleibt eine weißliche Trübung zurück, die nach Bütschli entweder „als eine zusammenhängende feinwabige Schicht oder in Gestalt sehr

kleiner, dicht gelagerter Kügelchen (Globuliten)" erscheint. In den bisher geschilderten Fällen sehen wir Globuliten isoliert für sich auftreten. Viel häufiger gruppieren sie sich aber in sehr mannigfaltiger Weise unter teilweiser Verschmelzung zusammen und bilden dann bestimmt geformte Aggregate.

„Besonders häufig sind reihenförmige Anordnungen in geraden oder gebogenen oder mehrfach verzweigten Linien; auch dicht zusammengeordnete mehrfache Reihen finden sich nicht selten." Nach BÜTSCHLI bauen sich „die feineren Kristallskelette des Salmiaks aus solch unvollständig verschmolzenen Globuliten auf, deren Umrisse noch vielfach ganz deutlich zu erkennen sind". „Andererseits bilden sich bei verschiedenen Substanzen auch Gruppierungen von Globuliten, wobei sich dieselben zu kleinen Kreisen ordnen, in deren Zentrum auch ein einzelner Globulit liegen kann und wozu sich gelegentlich noch weitere äußere konzentrische Kreise gesellen können." (So bei Schellacklösung, aber auch bei doppeltchromsaurem Kali und Pikrinsäure.) „Ferner trifft man zuweilen auch ganze Schichten flächenhaft dicht zusammengelagerter Globuliten (z. B. bei Salmiak), die bei hoher Einstellung ein schön netziges Bild geben, das vollkommen dem eines wirklichen Wabenwerkes bei tiefer Einstellung entspricht", wie es denn überhaupt nicht leicht und vielleicht manchmal kaum möglich erscheint, globulitische Strukturen von wabigen zu unterscheiden, zumal sich beide kombinieren können. BÜTSCHLI hält es für möglich, „daß eine wabenartige Struktur sich aus feinen Globuliten aufbaut". Es wurde vorhin erwähnt, „daß die Globuliten geneigt sind, sich unter teilweiser Verschmelzung zu kleinen Kreischen zusammenzugruppieren, die sich auch zu hohlen Halbkügelchen und Ganzkügelchen ergänzen können" (BÜTSCHLI). Es ist klar, daß man es in solchem Falle dann nicht mit „Waben" im Sinne eines Schaumes zu tun hätte. Es würden solche „kugelige Elementargebilde" vielmehr durch maschenartige Aneinanderlagerung und mehr oder weniger vollständige Verschmelzung von anfänglich tropfbar flüssigen „Globuliten" entstehen, welche beim Eintrocknen von Lösungen vielfach als isoliert entstehende Gebilde wahrzunehmen sind. „Da nun die Globuliten jedenfalls mitunter erstarren, bevor sie zu vollständig geschlossenen Waben sich zusammengelagert haben, so ist es erklärlich, daß bei diesen „globulitisch-wabigen" Strukturen die wabenartigen Kämmerchen miteinander kommunizieren können, so daß also der Charakter der Struktur häufig ein mehr schwammiger wird" (SCHUBERG, 79).

β) Sphäriten.

Als „globulitisch wabige" Gebilde faßt BÜTSCHLI auch die sogenannten Sphärokristalle (Sphäriten) auf, welche nicht nur bei der Bildung der Kalkschalen der Foraminiferen, sondern auch als Skelettelemente höher organisierter Tiere eine überaus wichtige Rolle spielen.

Der Ausdruck „Sphärokristall" stammt von NÄGELI, welcher gewisse mikroskopisch kleine kugelige Gebilde mit mehr oder weniger deutlicher radialer Struktur, welche im Polarisationsmikroskop ein Kreuz zeigten, so benannte. SACHS (72a) nannte 1864 ähnliche Gebilde aus Inulin, die er im Reagenzglas darstellen konnte, ebenso. In die Kristallkunde hat dann wohl LEHMANN (48) den Ausdruck eingeführt. ROSENBUSCH (72) gebraucht ihn für „homogene kugelige Kristallgebilde radialfaseriger Struktur, mit bald rauher bald mehr oder weniger glatter Oberfläche". Die Sphärokristalle bilden bei ROSENBUSCH eine Unterabteilung der Sphärolithe, welche im allgemeinen kugelige Aggregate sind. Die Sphärolithe „bestehen bald aus an und für sich einfach brechender Substanz, bald aus kristallisierter Masse in konzentrisch schaliger oder radialstrahliger Anordnung oder endlich es treten beide Anordnungsformen deutlich nebeneinander auf und die Kugeln bestehen aus kon-

zentrischen Schalen, die ihrerseits aus zur Schale senkrecht gestellten Individuen aufgebaut sind". Sphärokristalle finden sich im Mineralreich häufig, kommen in der lebenden Pflanze und in Tieren vor und lassen sich sehr leicht aus anorganischen und organischen Substanzen künstlich herstellen. Nach Lehmann (l. c. p. 379) entstehen Sphärokristalle durch büschelige oder pinselförmige Verzweigungen eines zentralen kleinen Kriställchens, wodurch „zentralfaserige Sphären" sich bilden. Die Ursache dieser Verzweigungen sei jedenfalls „das Vorhandensein innerer Spannungen" welche bewirken, daß der Kristall da und dort an seiner Oberfläche aufreißt, wodurch eine Diskontinuität entsteht, die beim Weiterwachsen nicht ausgeglichen wird (? B.). Auch die anscheinend ganz homogenen Sphärokristalle „die auch bei stärkster Vergrößerung keine Einzelkristalle mehr zeigen", wären in der gleichen Weise aufzufassen. Lehmann ist daher der Meinung, daß ein Sphärokristall „gewissermaßen ein Individuum sei" und nähert sich dadurch sehr der Auffassung, welche später Bütschli geltend gemacht hat und die auch schon Harting vertrat. Ganz im Gegensatz hierzu faßt Arthur Meyer Sphärokristalle allgemein als Drusen radial gestellter, um ein Zentrum geordneter feiner nadelförmiger Kristallindividuen auf, die er „Trichiten" nennt. „Eine allgemeine Eigenschaft solcher aus Trichiten bestehenden Sphärokristalle" würde nach A. Meyer (54) die sein, „daß dieselben aus zu einzelnen Büscheln vereinigten Trichiten aufgebaut sind, daß sie nicht aus parallel gestellten, einzeln vom Zentrum ausstrahlenden Trichiten bestehen". Es kann keinem Zweifel unterworfen sein, daß tatsächlich in den meisten Fällen Sphärokristalle, und zwar hauptsächlich solche anorganischer Salze, als Drusen zentrisch gruppierter kleiner Kristallnadeln aufzufassen sind, und auch Quincke, dem wir zahlreiche, leider sehr zerstreute Angaben über Sphärite verdanken, gibt dies ausdrücklich zu. Ich habe mich selbst auf das allerbestimmteste davon überzeugt und seinerzeit Abbildungen solcher typisch radiär strahliger Sphärokristalle von $CaCO_3$ gegeben. Immer fand ich die einzelnen Kristallnädelchen glatt und unverzweigt. Hiermit stimmt überein, daß solche Sphärokristalle, wie auch Meyer hervorhebt, in der Richtung der Radien am leichtesten spaltbar sind. Harting, welcher zuerst die Bildung von „Calcosphäriten" beim Zusammenbringen konzentrierter Lösungen von Kalksalzen ($CaCl_2$, $Ca(NO_3)_2$) mit ebenfalls konzentrierten Lösungen von Na_2CO_3 oder K_2CO_3 beobachtete, betrachtete dieselben als eine Vereinigung von kleinen Pyramiden, die um ein gemeinsames Zentrum gruppiert seien. Als Ausdruck dieser Struktur galt ihm die Erscheinung kleiner polygonaler Feldchen auf der Oberfläche mancher derartiger künstlich erzeugten Sphärokristalle. Das Fehlen der radiären Streifung bei den kleinen Sphäriten beweise nichts für ihre homogene Beschaffenheit. Die Prismen seien dort nur äußerst dünn, besonders im Mittelpunkt, und deshalb auch bei der stärksten Vergrößerung nicht zu erkennen. Um Kristallisation handle es sich aber gleichwohl dabei nicht. Dagegen betont wieder Hansen durchaus den kristallinischen Charakter derartiger Gebilde aus Calciumphosphat, die er im Parenchym verschiedener Pflanzen gefunden hat, wenn dieselben längere Zeit in Spiritus aufbewahrt waren. Ursprünglich sollen sie als Tropfen durch den Alkohol aus dem Zellinhalt niedergeschlagen und dann erst durch Kristallisation fest werden. Auch Nathusius, welcher die Versuche Hartings wiederholte (56), hält die Calcosphäriten für Aggregate zentrisch geordneter kristallinischer Nadeln. Er untersuchte hauptsächlich solche Formen, bei welchen das anorganische Salz innerhalb einer organischen Grundlage zur Ausscheidung gelangt (Eiweiß, Gelatine). Dann bilden diese das Substrat der Sphärokristalle, welches nach Entfernung des ($CaCO_3$) durch Behandlung mit Säuren die Form und Struktur (Schichtung, Radiärfaserung) derselben noch vollkommen deutlich erkennen läßt. Nach Nathusius eignen sich gerade diese Mischformen sehr gut, um die kristallinische Struktur derartiger Sphärite klarzulegen. Werden dieselben nämlich mit starker KOH-Lauge anhaltend gekocht und dann mit Wasser ausgewaschen, so erscheinen sie dann mürbe

und brüchig. Beim Liegen in Glyzerin genügt der Druck des Deckglases, um die Reste in ein Hanfwerk feiner Nädelchen zu zerspalten. Nicht immer nun erscheinen Sphärokristalle als Aggregate derartiger nadelförmiger Kriställchen, sondern es kommen auch andere Formen mit ganz abweichender Struktur vor. BÜTSCHLI hat zuerst darauf aufmerksam gemacht, daß die Sphärokristalle, namentlich der kolloiden Kohlenhydrate (Stärke, Inulin, Cellulose) vielfach einen mehr oder weniger deutlich wabigen Bau erkennen lassen. Er hat diese Auffassung dann in der Folge sehr verallgemeinert und hält insbesondere auch die Stärkekörner für durchweg wabig gebaut.

Nachdem schon C. SACHS die große Neigung des Inulins, Sphärokristalle zu bilden, erkannt hatte, untersuchte BÜTSCHLI die ersten Anfänge derselben beim Verdunsten mäßig konzentrierter wässeriger Lösungen auf dem Objektträger bei etwa 100° C. In mäßig dicker Schicht eingetrocknet erscheint der Rückstand meist homogen strukturlos. Nur an den Rändern finden sich häufig einige flache Sphären und im Innern der glasartigen Schicht nicht selten ganz kleine Anfänge solcher. Diese erscheinen nun „als ein minutiöses zentrales Bläschen oder eine Wabe mit hellem Inhalt und dunkler Wand, um welche als Zentrum in der Regel 6 ebensolche Waben konzentrisch herumgelagert sind“ ..... „Der Aufbau der größeren Sphären geschieht nun ganz entsprechend, indem sich um die innerste konzentrische Schicht von Bläschen oder Waben eine zweite, darauf eine dritte usw. herumlegt, bis schließlich auf diese Weise recht umfangreiche und prächtig geschichtete Sphären entstanden sind“ (BÜTSCHLI), wobei die Grenzwände der Waben eines konzentrischen Ringes stets radiär gerichtet sind und oft eine faserige Struktur vortäuschen, indem ihre Wände sich auf größere Strecken zu radiären Bälkchen oder Fasern hintereinanderreihen“. Vielfach haben die kleinsten Anfänge der Sphären des Inulins einen hexagonalen Umriß; „auch etwas größere, die aus mehreren konzentrischen Wabenschichten bestehen, sind zuweilen sehr schön und regulär sechseckig. Bei weiterer Entwicklung gehen die Sechsecke aber in der Regel in Sphären über“. Es wird dadurch zweifellos ein Bestreben des Inulins zur Ausbildung wirklich kristallinischer Zustände angezeigt. Eine konzentrische Schichtung der Inulinsphären wird häufig dadurch bedingt, daß die konzentrischen Ringe derselben nicht aus gleich großen Waben bestehen, sondern daß auf eine Anzahl Ringe kleinerer Waben ein aus größeren gebildeter folgt. Da nun die gesamte Zone der Ringe feinerer Waben dunkler erscheint, wie die zwischengeschaltete Zone der Ringe größerer, so wechseln in solchen Sphären hellere und dunklere Zonen von gewöhnlich verschiedener Breite miteinander ab“. Sphärokristalle, deren Struktur der der Inulinsphären vollkommen entspricht, bilden sich nach BÜTSCHLI auch, wenn man Lösungen von gewöhnlichen phosphorsaurem Natron ($Na_2HPO_4 + 12\,H_2O$) in sehr dünner Schicht auf einem Objektträger eintrocknet. Es bilden sich dabei in einer oft vollkommen unkristallinischen glasig strukturlosen Schicht durch Verwitterung Strukturen eines wasserärmeren Salzes ($Na_2HPO_4 + 7\,H_2$) Sphären, welche in allen wesentlichen Punkten jenen des Inulins entsprechen. „Wechsel dunkler und heller Zonen ist sehr gewöhnlich; ebenso tritt strahlige Ausbildung an Stelle der konzentrischen häufig auf“. „Verfolgt man die erste Entstehung der Sphären, so bemerkt man als erste Anlage zum Teil ähnliche kleine Sphären, wie sie vom Inulin geschildert wurden, und zwar kann deren Zentralpunkt entweder von einer Wabe oder von einem stärker lichtbrechenden Knotenpunkt gebildet werden, ebenso wie beim Inulin. Aehnliche Strukturen beobachtete BÜTSCHLI auch an Lösungen von essigsaurem Blei, doppeltchromsaurem Kali und Pikrinsäure. Auch von ($CaCO_3$) [erzeugt durch Zusammenbringen von $CaCl_2$ und K_2CO_3] beschreibt BÜTSCHLI Sphären, „deren Bau in allen wesentlichen Punkten jenen der Inulinsphären gleich war. Daneben finden sich jedoch auch recht viele, bei welchen die konzentrische Schich-

tung sehr zurücktritt oder vollständig fehlt, dagegen die radiärstrahlige Beschaffenheit ausgeprägt ist". Bütschli betont ausdrücklich, daß „rein konzentrisch geschichtete Sphären beim ($CaCO_3$) verhältnismäßig selten sind und auch wenn sie vorkommen, die Struktur nur selten durch ihre Masse klar erkennen lassen"; vielmehr tritt die radiär maschige Struktur geschichteter Calcosphäriten in den hellen Lagen fast immer deutlicher hervor, als in den oft homogen erscheinenden dunklen, die aus kleineren und dickwandigeren Hohlkörperchen (Waben) zu bestehen scheinen. Bei weitem am häufigsten finden sich jedoch Calcosphäriten „ohne deutliche Struktur, mit mehr oder weniger zahlreichen dunkleren oder lichteren Zonen, wie es auch für die Inulinsphären gilt"; „dabei findet sich aber nicht selten, daß einzelne Zonen deutlich strukturiert sind; namentlich schiebt sich häufig zwischen zwei dunkle Zonen eine schmale lichte Grenzzone ein, die sehr klar aus einer einzigen Schicht von Waben gebildet wird". „Das Zentrum der Mehrzahl der Sphären, auch häufig das der nicht deutlich strukturierten, wird von einem kleinen kugeligen Hohlraum, einer Zentralwabe gebildet; doch findet sich statt deren auch gar nicht selten ein zentrales, stärker lichtbrechendes Kügelchen" (Bütschli).

Bezüglich der ersten Entstehung der Calcosphäriten bemerkt Bütschli daß die einfachsten Formen derselben sich durch Zusammenlagerung kleiner gaserfüllter hohler Körperchen von rundlicher Form bilden (vgl. Textfig. 38, p. 117 in Bütschli „Strukturen"). Außer solchen wabigen runden Scheibchen entstehen durch reihenförmige Vereinigung solcher Hohlkörperchen vielfach auch minutiöse stäbchenartige Gebilde, „welche nach Aussehen und Struktur lebhaft an einfachste Bakterien erinnern" (l. c. Fig. 38). Solche Stäbchen gehen dann oft zu sphäritischem Wachstum über, „indem um die Enden eine sphärische Gruppierung weiterer Körperchen beginnt", so daß kleine hantelförmige Gebilde entstehen. Es kommt auch vor, daß sich solche Körperchen zu Gebilden von rhombischem Umriß gruppieren, so daß eine gewisse Kristallähnlichkeit hervortritt. Bütschli schreibt nun auch den früher erwähnten radiärstrahligen Calcosphäriten den gleichen wabigen Bau zu, wie den konzentrisch geschichteten. Der Unterschied würde nur daher rühren, „daß die Bildungskörperchen ersterenfalls sich nicht konzentrisch geschichtet zusammenlagern, sondern sich in strahlig-radiären Zügen um das Zentrnm gruppieren".

Er bemerkt aber auch, daß man nur selten Gelegenheit hat, sich an strahligen Sphären von dieser Struktur mit Sicherheit zu überzeugen, da sie meist außerordentlich fein ist. Soweit meine eigenen Erfahrungen reichen, halte ich mit Quincke das Vorkommen von Calcosphäriten aus zentrisch gruppierten, unverzweigten Kristallnadeln für ganz unzweifelhaft und stehe jedenfalls auf dem Standpunkt, daß nicht jeder Sphärokristall wabig strukturiert ist. Nach Quincke soll Sphärokristall „ein rundes Gebilde heißen, welches zwischen gekreuzten Nicolschen Prismen ein dunkles Kreuz zeigt", parallel den Hauptschnitten derselben im Azimuth 0° und 90°. Er unterscheidet 2 Klassen von Sphärokristallen: 1) solche, bei denen eine Reihe ähnlicher Kristallnadeln radial angeordnet liegen, ähnlich einer Kristalldruse und 2) Sphärokristalle, welche aus radial angeordneten Blasen („Waben" nach Bütschli) bestehen. Quincke (64a) beobachtete beim Zusammenbringen von Kalksalzlösungen mit kohlensauren Alkalien vielfach Sphärokristalle „aus radial angeordneten Schläuchen mit Querwänden oder radial aneinandergereihten kugelförmigen Blasen, in welche die radialen Schläuche zerfallen sind. Schläuche, Schlauchkammern und Blasen haben Wände von ölartiger Flüssigkeit, sind mit wässeriger Flüssigkeit gefüllt, können sichtbar oder sehr klein und unsichtbar sein. Die Schläuche und Blasen der Sphärokristalle quellen auf, indem Wasser durch die ölartigen Wände in das Innere diffundiert und zerfallen, indem die Zusammensetzung der öl-

artigen Wände sich ändert, in einzelne Blasen. Je nach dem Zug oder Druck, der beim Aufquellen der Schaumzellen und Blasen auf die sehr klebrige ölartige oder nur teilweise fest gewordene Wand ausgeübt wird und je nach Form und Anordnung der Schaumzellen im Sphärokristall ist die Doppelbrechung der aus Schaumzellen bestehenden Sphärokristalle verschieden, es kann der Sphärokristall zwischen gekreuzten Nikols mit einer Glimmerplatte von einer Wellenlänge positive oder negative Doppelbrechung zeigen oder komplizierte Polarisationskurven. Der Inhalt der Schaumkammern und Blasen oder die ölartigen Wände derselben können sich später in doppeltbrechende Kristallmassen verwandeln, die dann für jede einzelne Schaumkammer oder Blase anders orientiert sein können (QUINCKE). Man sieht, daß sich die Ansichten QUINCKEs vom Bau seiner aus „Blasen“ bestehenden Sphäriten der Auffassung BÜTSCHLIs sehr nähert.

Zu der Gruppe der blasigen oder wabigen Sphäriten sind wohl auch die zierlichen Kalkgebilde zu zählen, welche ich seinerzeit bei ganz allmählicher Wechselwirkung zwischen Lösungen von $CaCl_2$ und Na_2CO_3 erhielt (6a Taf. 3, Fig. 1 u. 4). Es handelt sich, wie die Figuren zeigen, um flache Aggregate kleiner tropfenförmiger Kalkkörperchen, welche sämtlich ihre schmalen Enden nach dem Mittelpunkte kehren und so eine Art Rosette bilden, in deren Mitte die größten dieser Gebilde liegen, während sie nach der Peripherie hin zunehmend kleiner werden. Gerade in der Mitte erhebt sich etwas über das Niveau der Sphäriten hervorragend ein undeutlich strahlig gebautes, rundes, knopfartiges Scheibchen. Zwischen gekreuzten Nikols zeigten diese Gebilde deutlich ein dunkles Kreuz.

Die so häufige konzentrische Schichtung der Sphärokristalle, ein Strukturverhältnis, welches uns auch sonst so oft bei geformten Sekreten entgegentritt, ist unserem Verständnis in neuerer Zeit namentlich durch Untersuchungen von LIESEGANG (50—52), BECHHOLD (4, 5) u. a. näher gerückt worden. Schon QUINCKE hat die Schichtung der Calcosphäriten darauf bezogen, „daß sich der (ölartige) Niederschlag bei der Einwirkung der alkalischen Flüssigkeit auf das Kalksalz in kurzen Zwischenräumen oder p e r i o d i s c h abscheidet. Bei dem Vordringen der einen Salzlösung zu der anderen bilden sich bald größere, bald kleinere Schaumzellen oder bald mehr bald weniger kugelförmige Blasen, die in Zonen parallel der Peripherie der ursprünglich glatten Kugel- oder Linsenfläche (der Sphäriten) verteilt sind“. QUINCKE schreibt RUNGE die ersten Beobachtungen über periodische Bildung chemischer Niederschläge zu. Dieser hatte 1855 ein höchst merkwürdiges Buch veröffentlicht, welches aus einer Sammlung von Löschpapierblättern besteht, auf denen durch Auftupfen von mehreren anorganischen Salzlösungen, die miteinander in Wechselwirkung treten, die verschiedenartigsten Figuren erzeugt sind. Der etwas phantastische Titel lautete: „Der Bildungstrieb der Stoffe veranschaulicht in selbständig gewachsenen Bildern.“ In der Folge war es dann namentlich LIESEGANG (l. c.), welcher der Entstehung geschichteter Strukturen ein eingehendes Studium widmete. Es handelt sich dabei im wesentlichen um periodische Ausfällungen, welche auftreten, wenn zwei Lösungen, die miteinander einen Niederschlag bilden in einer Gallerte miteinander reagieren. Wird z. B. Ammoniumbichromat in verflüssigter Gelatine gelöst und bringt man nach dem Erstarren einen Tropfen Silbernitratlösung auf die Oberfläche, so bildet das bei der Diffusion entstehende Silberchromat keine ununterbrochene und gleichmäßige Trübung, sondern es bilden sich sehr regelmäßige Schichten, die sich als konzentrische Ringe (LIESEGANGsche Ringe) um den Tropfen lagern, wobei der Raum zwischen den einzelnen Ringen ziemlich frei von Chromat bleibt. Bringt man mehrere Tropfen oder Streifen von Silbernitrat auf die Gallerte, so kann man die kompliziertesten Strukturen erzeugen (BECHHOLD). Man kann den Versuch auch so anordnen, daß man die Ammoniumbichromatgelatine in einem Reagenzglas erstarren läßt und etwas ($AgNO_3$) darüberschichtet (Fig. 49). Man bekommt dann statt der Ringe richtige Niederschlagsmembranen, welche durch silberchromatfreie Schichten

getrennt sind (Bechhold, l. c.). Ostwald (58) hat die Entstehung dieser Strukturen aus der Existenz *metastabiler Lösungen* erklärt. Er schreibt: „Unter den übersättigten Lösungen gibt es solche, welche sich beim Ausschluß von Keimen unter bestimmten Bedingungen anscheinend unbegrenzt lange aufbewahren lassen, ohne jemals freiwillig die feste Phase zu bilden. Solche Lösungen sollen *metastabile* heißen.“ Wird die „metastabile Grenze“ überschritten, d. h. wird eine solche Lösung noch weiter übersättigt, so muß Ausscheidung eines Niederschlages eintreten und die Keime des Niederschlages werden die Umgebung wieder unter die metastabile Grenze herunterdrücken, wie ein Kristall eine übersättigte Lösung. „Durch die Diffusion des Silbersalzes in die chromathaltige Gelatine bildet sich in dieser bald eine Lösung, welche in bezug auf Silbersalz übersättigt ist. Der Niederschlag erfolgt aber nicht sofort, sondern erst nachdem die metastabile Grenze überschritten ist; dies geschieht natürlich gleichzeitig in einem Kreise, der mit dem Tropfenkreise konzentrisch ist. An den entstandenen Niederschlag lagert sich das Silberchromat, in bezug auf welches die Umgebung des Ringes übersättigt ist, und verstärkt ihn: dies dauert so lange, bis das lösliche Chromat aus der Nähe entfernt in den Niederschlag gegangen ist. Alsdann wandert das Silbersalz über den Ring hinaus, übersättigt ein neues, ferner liegendes kreisförmiges Gebiet usf.“ (Ostwald). Nach Bechhold (l. c.) ist die Ringstrukturbildung bei der Reaktion zwischen $AgNO_3$ und Ammoniumbichromat wesentlich durch die Löslichkeitsverhältnisse des Silberchromates in dem Ammoniumchromat bedingt, wobei außerdem das sich bildende Ammoniumnitrat eine wichtige Rolle spielt. Es gelang Bechhold auch mit *organischen* Substanzen geschichtete Membranen herzustellen, indem er Serum mit Gelatine gemischt in einem Reagenzglase erstarren ließ und Metaphosphorsäure darüber schichtete.

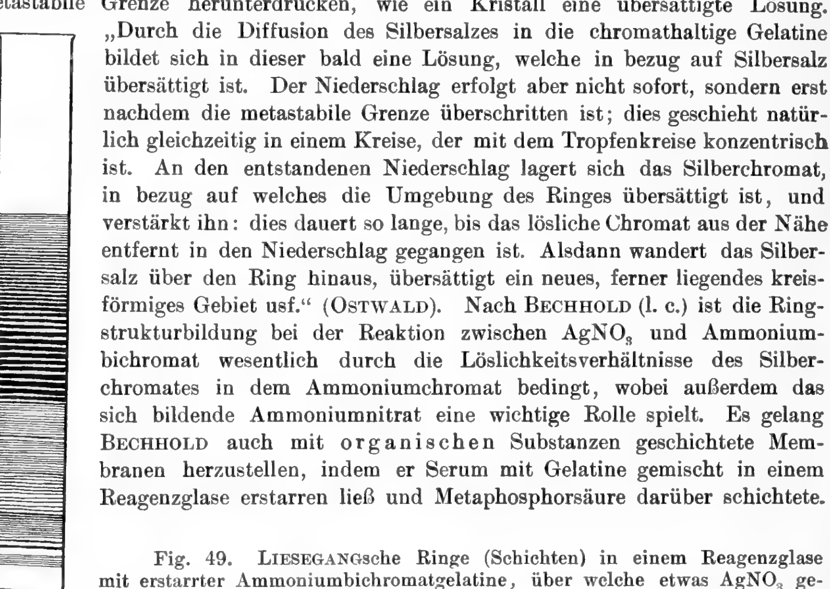


Fig. 49. Liesegangsche Ringe (Schichten) in einem Reagenzglase mit erstarrter Ammoniumbichromatgelatine, über welche etwas $AgNO_3$ geschichtet wurde. (Nach Bechhold.)

γ) Das optische Verhalten der Kalkschalen.

Nach diesen Vorbemerkungen, die mit Rücksicht auf die große Bedeutung sphäritischer Strukturen für die Bildung der Kalkskelette wirbelloser Tiere notwendig waren, wenden wir uns nun wieder der Frage zu, in welchem Zustand der Kalk in den *Foraminiferen*-Schalen enthalten ist. So wenig es bezweifelt werden kann, daß es sich wohl immer um *kristallinisches* Caciumkarbonat (Calcit) handelt, so erfolgt die Einlagerung desselben in die organische Grundsubstanz doch nicht in allen Fällen mit besonderer optischer Orientierung. Dies gilt namentlich von „Fremdkörperschalen“ mit geringgradig verkalkter Kittmasse. Solche erscheinen dann zwischen gekreuzten Nikols einfach hell im dunkeln Felde. „Aber schon bei denjenigen Formen, bei denen die Fremdkörper gegen die verkalkte Kittmasse stark zurücktreten, beginnt ein schwaches Polarisationskreuz aus dem hellen Schalenbilde hervorzuglimmen, so z. B. bei gewissen *Trochamminiden*, die zu den *Rotaliaridae* überführen.“ . . . „Im übrigen verhalten sich auf diesen ersten Stufen der Kalkschalenbildung die einzelnen Schalen der gleichen Species nicht immer gleich; die eine Schale kann ein scharf ausgeprägtes Kreuz zeigen, während

eine andere derselben Species keine Andeutung eines solchen erkennen läßt" (Rhumbler). Auch bei imperforaten Kalkschalen (Cornuspiren, Miliolíniden, Orbitolitariden) tritt das Polarisationskreuz oft noch wenig deutlich hervor, dagegen fehlt es nie bei den durchsichtigen Schalen der perforaten Foraminiferen und zwar erscheint bei den monothalamen, spiralgewundenen Gehäusen nur ein Kreuz, dessen Arme sich über sämtliche Umgänge erstrecken, während bei polythalamen Formen jede Kammer ihr Kreuz für sich hat (Fig. 50). Nachdem schon Ehrenberg die doppeltbrechenden Eigenschaften der Foraminiferenschalen erkannt hatte, wurde deren optisches

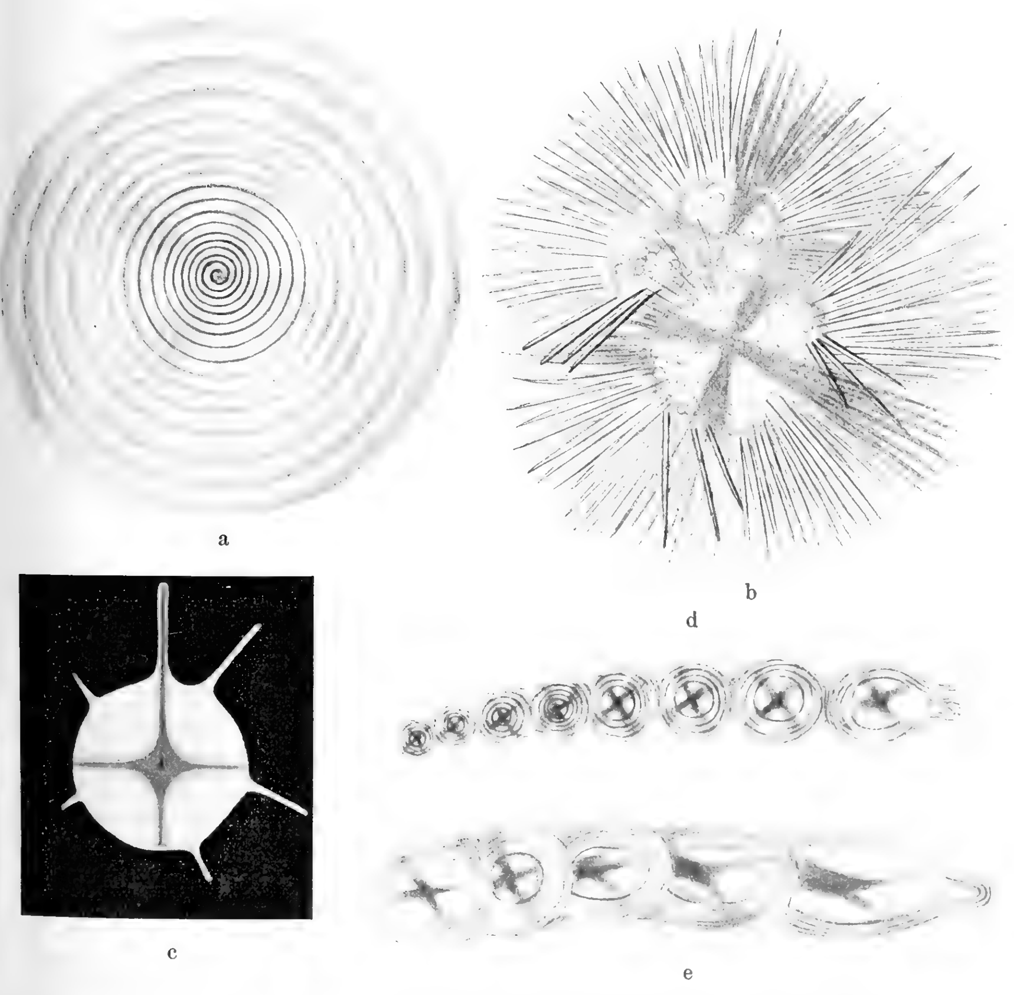


Fig. 50. a *Cornuspira involveus* Reuss. bei gekreuzten Nikols. Vergr. 100/1.
b *Globigerina triloba* Reuss bei gekreuzten Nikols.
c *Hastigerina pelagica* bei gekreuzten Nikols.
d *Nodosaria hispida* (stachelloae Variante) bei gekreuzten Nikols. 250/1.
e *Nodosaria filiformis* bei gekreuzten Nikols. 180/1.
(a, b, d, e nach Rhumbler, c nach Awerinzew.)

Verhalten in neuerer Zeit namentlich von v. Ebner (28), Schauff (75), Awerinzew (l. c.) und Rhumbler (66) genauer festgestellt. v. Ebner untersuchte *Polystomella striato-punctata* und *Rotalia Beccari*. „Die Kammern beider Arten verhielten sich wesentlich verschieden. Bei *Polystomella* zeigte jede Kammer zwischen gekreuzten Nikols und mit eingelegter Gipsplatte im parallelen Lichte in der Hauptsache ein sogenanntes negatives Kreuz, woraus zu folgern, daß analog wie bei den Korallen optisch negativ einachsige Kristallindividuen senkrecht zur Oberfläche der Schale orientiert sind. *Rotalia* dagegen zeigte eine fleckige, unregelmäßige Erhellung des Gesichtsfeldes bei jeder Stellung und bei Untersuchung im konvergenten Lichte keine Spur eines Achsenkreuzes. Es ist daher bei dieser Art eine ganz unregelmäßige Depolarisation vorhanden und daher eine nach allen möglichen Richtungen sich durchsetzende Anordnung von kristallinischen Individuen anzunehmen.“ Doch scheinen nicht alle Rotalien sich ebenso zu verhalten. Nach Valentin (80a) ergab eine nicht näher bestimmte fossile Art Erscheinungen, wie sie v. Ebner bei *Polystomella* fand. Globigerinen-Gehäuse, rezente sowohl wie fossile, zeigen nach Schauff bei gekreuzten Nikols ein überraschendes Bild. In sämtlichen Kammern gewahrt man nämlich ein dunkles Kreuz sowie einen oder mehrere farbige Ringe. Die Arme aller Kreuze stehen untereinander parallel und parallel der Schwingungsebenen des Nikols, so daß ein überaus zierlicher Anblick entsteht, besonders da mit Abnahme der Kammerdimensionen die Kreuze immer kleiner werden (Fig. 50). Durch Drehung des Präparates wird keine Veränderung der Kreuze hervorgerufen. Der Charakter der Doppelbrechung ist negativ. Jede Kammer zeigt also ein ähnliche Verhalten, wie es ein aus Calcitfasern bestehender Sphärit aufweisen würde, und die Gesamtheit der Kammern erscheint wie ein Aggregat solcher Sphärite. Einen radialfaserigen Bau der Kammerwände konnte jedoch Schauff auch bei Anwendung stärkster Systeme nicht mit Sicherheit beobachten. Auch Awerinzew konstatierte, daß sich die Schalen von Foraminiferen wie Sphärokristalle oder Gruppen von solchen verhalten.

„Bei *Globigerina bulloïdes*, *Hastigerina*, *Discorbina*, *Planorbulina mediterranea* verhält sich jede Kammer wie ein negativer Sphärokristall mit ganz regelmäßigem schwarzen Kreuz.“ Bei *Heterostegina* ist das Kreuz der Längsrichtung der Kammern entsprechend verzerrt, indem die Kreuzschenkel paarweise durch einen dunklen Arm verbunden sind. Die Kalkstacheln von *Hastigerina* verhalten sich wie optisch einachsige negative Kristalle (Fig. 50c).

Aus der Gesamtheit aller dieser Beobachtungen geht also mit aller Sicherheit hervor, „daß die Kammerwände der kalkschaligen Foraminiferen nicht wie Ausschnitte aus Kristallindividuen polarisieren, sondern wie eine Vielheit gesetzmäßig angeordneter Einzelkriställchen“ (Rhumbler).

Eine dementsprechende radiärstrahlige Struktur läßt sich in manchen Fällen auch mikroskopisch nachweisen. Nach Carpenter (22) findet sich bei *Operculina* an der Oberfläche der Schale eine zarte areoläre Zeichnung um die Porenöffnungen herum, welche, da sie auch auf Tangentialschliffen hervortritt, darauf hinzuweisen scheint, daß sich die Schalenmasse hier aus sehr feinen senkrecht zur Oberfläche stehenden Kalkprismen aufbaut (Fig. 51). Dasselbe hat Kölliker

auch bei *Heterostegina*, *Cycloclypeus* und *Rotalia* nachzuweisen vermocht, während CARTER bei einer *Planorbulina*-Form gleichfalls dieselbe Struktur fand. Auch für die pelagische *Globigerina bulloïdes* glaubt RHUMBLER (l. c.) eine sichtbare kristallinische Struktur der Schale annehmen zu dürfen, indem im gewöhnlichen Licht mit ABBEschem Beleuchtungsapparat bei einer gewissen (hohen) Einstellung eine sehr feine aus sechseckigen Maschen bestehende Netzzeichnung im verschwommenen Bild der Schale erscheint, die er für ein „Schattennetz hält, welches von den zu den Wandflächen senkrecht orientierten Kristallen durch Reflexion der Strahlen an den Kristallwänden erzeugt wird“.

In der Regel handelt es sich aber nicht um eine direkt erkennbare späritische Struktur, sondern offenbar um entsprechend angeordnete amikroskopische Calcitteilchen, deren gesetzmäßige Lagerung nur bei Anwendung des polarisierten Lichtes deutlich hervortritt. In dieser Beziehung ist es von großem Interesse, daß sich diese bestimmte

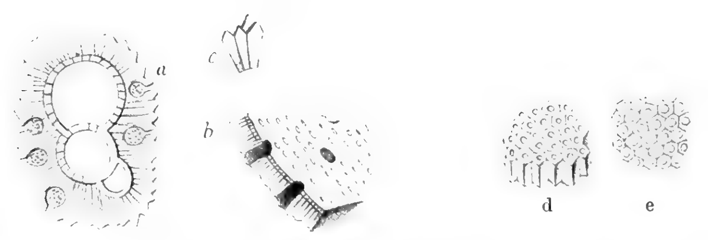


Fig. 51. a Querschliff einer dickschaligen Tiefseeglobigerine. b Stark vergrößertes Schalenfragment. c Kristallinischer Kalkkörper der exogenen Schalensubstanz. d Prismenstruktur einer perforaten Thalamophorenschale (*Operculina*) von der Seite gesehen. e Dasselbe von oben. (a, b, c nach WALLICH, d, e nach CARPENTER.)

Orientierung des Kalkspates „bis in die äußerste Spitze der gewissen Foraminiferenschalen aufsitzenden Kalkabscheidungen hinein verfolgen läßt, wie in sehr augenfälliger Weise an den in Fig. 50b, c wiedergegebenen Polarisationsbildern zu sehen ist. Die im dunkeln Kreuz liegenden Borstenstacheln sind dunkel, soweit sie im selben Kreuzarm liegenden Wandteilen aufsitzen, an einzelnen Stellen (c) aber wurden sie von hellleuchtenden Stachelborsten gekreuzt und es läßt sich in jedem Falle nachweisen, daß diese überkreuzenden hellen Borsten im dunklen Kreuze von helleuchtenden Wandteilen umliegender Kammern ihren Ursprung nehmen; diese überquerenden Stacheln verraten also durch ihre Helligkeit ebenso wie die dunklen Stacheln, die dunklen Wandteilen aufsitzen, daß sie die gleiche Kalkanordnung besitzen, wie der Schalenwandteil, von dem sie ihren Ausgang nehmen. Die Kalkteilchen der Borsten stehen wie diejenigen innerhalb der Kammerwände mit ihrer optischen Achse radiär und senkrecht zur Kammerwandfläche, der sie aufsitzen, oder, was dasselbe besagt, parallel zur Längsrichtung der Borste“ (RHUMBLER). Offenbar hat man es hier mit einer Erscheinung zu tun, die ihr Analogon in dem optischen Verhalten von Fäden hat, welche aus einer an sich einfach brechenden zähen und erstarrenden Flüssigkeit gezogen werden, der anisotrope Teilchen beigemischt wurden, die sich infolge des Zuges regelmäßig orientieren und deren optische Wirkung sich daher summiert (vgl. die Beobachtungen AMBRONNS in dem Abschnitt über die optischen Eigen-

schaften der pflanzlichen Zellhaut). „Außer durch Beibehaltung der orientierten Kristallisation von der Kammerwand selbst her, könnte demnach auch durch die Ausreckung der in der Borste enthaltenen kolloïdalen, organischen Grundsubstanz während des Stachelwachstums die beschriebene kristallinische Orientierung innerhalb des Borstenstachels erfolgt sein“ (Rhumbler).

Anscheinend sehr abweichende Polarisationsverhältnisse hat Awerinzew (l. c.) bei Orbitolites (und Peneroplis) beobachtet. Die Gesamtschalen verhalten sich hier bei der Betrachtung von der Breitseite wie optisch positive Sphärokristalle; doch tritt das schwarze Kreuz nur wenig scharf hervor. „Bei Orbitolites ist deutlich zu erkennen, daß sich die konzentrischen Kammerwände sowie die Wände der Flachseiten optisch umgekehrt verhalten, wie die radiär geschichteten. Die letzteren verhalten sich wenigstens auf Dünnschliffen deutlich wie positiv einachsige, radiär um das Zentrum geordnete Kristalle, die konzentrischen Wände und die Horizontalwände dagegen wie tangential angeordnete derartige Kristalle.“

Rhumbler (66) ist es nun gelungen festzustellen, daß die Calcitpartikelchen wirklich die geforderte Lagerung besitzen, also in den Radiärwänden radiär, in den konzentrischen und horizontalen Wänden tangential gerichtet sind. Fig. 52 stellt einen optischen Horizontalschnitt durch eine entkalkte Randkammer dar und läßt deutlich eine durch längsgestreckte kleinste Hohlräumchen, die zum Teil noch mit Calcitsubstanz erfüllt sind, verursachte Streifung und Strichelung erkennen, die in den Radiärwänden (*R*) radiär, in den konzentrischen Wänden aber tangential gerichtet sind. Hierdurch findet das optische Verhalten der Schale seine einfache Erklärung. „Wie bei den früher erwähnten Kanadabalsamfäden, die bei ihrer Längsdehnung die ihnen beigemengten kristallinischen Substanzen in ihrer Längsrichtung kristallographisch orientierten, so ist auch hier ganz zweifellos eine Dehnung der kolloïdalen organischen Grundsubstanz der Kammerwand während des Kammerbaues anzunehmen, welche der Richtung der Drehung entsprechend die kristallographische Orientierung des eingelagerten Calcites besorgt hat“ (Rhumbler).

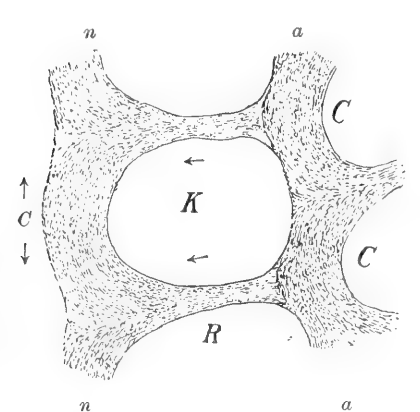


Fig. 52. *Orbitolites duplex* Carp. Randkammer (*K*), die einige Wochen in Pikrinsäure-Nelkenöl partiell entkalkt wurde, im optischen Querschnitt. Man sieht die Radiärordnung kleinster strichartiger Hohlräumchen in den Radiärwänden (*R*) und die tangentiale Stellung derselben in den konzentrischen Wänden (*C*). (Nach Rhumbler.)

„Denkt man sich die Sarkode in der umgebildeten Kammer (*K*) im Aufquellen begriffen (ein Vorgang, der, wie später zu zeigen sein wird, die Kammerbildung stets einleitet und begleitet), während die Wandmasse bereits in Erstarrung begriffen ist, so wird sie, wie Rhumbler ausführt, die den festen Wänden (*aa*) des voraufgehenden Kammerringes aufsitzenden Radiärwände (*R*) von *a* in der Richtung

der Pfeile wegzuziehen trachten, während sie gleichzeitig die konzentrische Wand (*C*) der neuen Schalenperipherie (*n*) in der Richtung der tangentialen Pfeile auseinanderzudehnen bestrebt sein muß. Die Strichlagenstruktur innerhalb der Kammerwand ist der genaue Ausdruck des Trajektoriensystemes, das bei solchen Zugverhältnissen entstehen muß.“

In diesem Falle, wie überhaupt in allen, wo die optischen Achsen in den verschiedenen Schalenbestandteilen nicht stets gleich orientiert sind, wird der optische Gesamtcharakter der Schalen jedenfalls ein Ergebnis der vorherrschenden Richtungen sein (Awerinzew). Es kann also auch unter solchen Umständen noch ein Kreuz zustande kommen.

2. Bildung und Wachstum der Rhizopodengehäuse.

a) Die Entstehung der Mosaikschalen.

Abgesehen von einigen älteren Versuchen hat namentlich Rhumbler in neuerer Zeit in äußerst erfolgreicher Weise die Mechanik der Schalenbildung bei verschiedenen Rhizopoden durch das Experiment aufzuklären versucht und es gehören diese Arbeiten zweifellos zu den auf diesem Gebiete grundlegenden (66—70).

In der großen Mehrzahl der Fälle sind, wie schon früher erwähnt wurde, die Schalen der Süßwasser-Rhizopoden als „geformte Sekrete“ aufzufassen, deren spezielle Gestaltung, wie gezeigt werden wird, ganz wesentlich mit von der physikalischen Beschaffenheit und den sonstigen Eigenschaften des mehr oder weniger flüssigen Plasmakörpers abhängt.

Bei manchen Formen aber wird sehr verschiedenartiges, fremdes Material zum **„Bau“** der den Plasmakörper umhüllenden Gehäuse verwendet und gerade diese erscheinen außerordentlich geeignet, Licht auf die „mechanischen“ Bauprinzipien zu werfen. Eine gewissermaßen vermittelnde Stellung nehmen diejenigen Fälle ein, wo die als Baumaterial benützten festen Teilchen vom Zellkörper selbst erzeugt werden und entweder allein oder mit aufgesammelten Fremdkörpern zusammen „verbaut“ werden. Es ist oft behauptet worden, daß bei diesem Vorgang hoch entwickelte psychische Erscheinungen mitspielen. Man hat aus dem Umstande, daß häufig ein ganz bestimmtes Baumaterial, wie z. B. kleinere oder größere Sandkörnchen, in anderen Fällen Diatomeenschalen, in einem dritten Falle tote Algenzellen u. a. m., zur Konstruktion der Gehäuse verwendet wird, geschlossen, daß eine bewußte Auswahl unter den verschiedenen zur Verfügung stehenden Partikeln getroffen wird. Indessen hat schon Verworn (81), diese weitgehenden Vorstellungen von einem dem menschlichen vergleichbaren Seelenleben der Protisten auf ihr richtiges Maß zurückgeführt. Es gelang ihm Difflugien (*D. urceolata* und *D. lobostoma*) zu veranlassen, ihre Gehäuse teilweise oder ganz aus dargebotenen Glassplittern aufzubauen und auch den Modus der Aufnahme festzustellen. Es spielt dabei das durch mechanische Reizung verursachte Zurückfließen der vorher ausgestreckten Pseudopodien, deren Oberfläche klebrig wird, die wichtigste Rolle, indem die gerade zufällig mit den letzteren in Berührung gekommenen festen Teilchen ganz unabhängig von ihrer sonstigen Beschaffenheit mit in den Plasmakörper hereingezogen werden. Es kommt daher vielfach nur darauf an, welches Baumaterial sich den Tieren gerade zufällig bietet, d. h. auf die Beschaffenheit des Unter-

grundes. Ein und dieselbe Form kann an verschiedenen Lokalitäten Gehäuse von sehr verschiedenem Material darbieten (vergl. Fig. 45). Dennoch gilt diese Erklärung nicht für alle, ja nicht einmal für die Mehrzahl der Fälle. „Nicht alle Species sind in der Lage, das ihnen von beliebiger Fundstätte zur Verfügung gestellte beliebige Material zu verwenden, sie brauchen bestimmtes Material und fehlen dort, wo dieses fehlt. Dies gilt hauptsächlich in bezug auf die chemische Natur der Fremdkörper; so bevorzugt oder verwendet ausschließlich die eine Species Quarzkörnchen oder Kieselnadeln, die andere Kalkkrümel oder Kalknadeln; eine dritte baut ihre Gehäuse noch exklusiver nur aus kieseligen, eine vierte nur aus kalkigen Schwammnadeln und dgl. (Rhumbler).

Der „Bau" des Gehäuses erfolgt so, daß bei der nächsten Teilung (Knospung) der *Difflugia* aus der Schalenöffnung Plasma hervorquillt, welches allmählich die Gestalt und Größe der Schale gewinnt und an der Oberfläche das vorher im Innern des Zellkörpers deponierte Schalenmaterial ablagert. Gerade die Mechanik der Ablagerung dieser vom Muttertier intrathalam aufgespeicherten Bausteine, also des eigentlichen „Bauens", hat dann später Rhumbler in überraschend einfacher Weise auf physikalische Ursachen zurückgeführt und gelangte so bis zur völligen Nachahmung der Amöbengehäuse durch Tropfen unorganisierter Flüssigkeiten, denen entsprechendes Baumaterial beigemischt wurde.

Für ein sozusagen bewußtes „Bauen" der Testaceen-Gehäuse schien vor allem auch die Exaktheit und Festigkeit der Zusammenfügung der Bausteinchen zu sprechen, wie sie besonders an denjenigen Formen überraschend hervortritt, welche zum Schalenbau nicht Fremdkörper, sondern selbst erzeugte Bausteine benützen, wie z. B. *Difflugia lobostoma* (Fig. 53). Hier besteht die Schale aus ziemlich gleich großen, dünnen, rundlichen und polygonalen Plättchen, die sich deutlich voneinander abgrenzen, indem kleine runde und stäbchenförmige Körperchen in regelmäßigster Weise zwischen ihnen eingelagert erscheinen, die Verworn für Bakterien, Rhumbler dagegen für selbstgebildete Kieselstäbchen hält. Immer sind die Stäbchen so gelagert, daß ihre Längsachse der Richtung der Grenzlinien der Plättchen entspricht. Die Plättchen entstehen im Protoplasmakörper älterer Individuen aus runden Körnern oder Tropfen, „die, je weiter nach hinten, um so kleiner werden und schließlich in die Körnermasse, welche den Kern umgibt, übergehen" (Fig. 53b). Die vordersten noch nicht ganz so groß wie die Schalenplättchen, zeigen aber an Stellen, wo sie dicht zusammengedrängt liegen, schon deutlich polyedrische Gestalt. Hier, wie auch bei *Euglypha* (Fig. 53c—e), bei welcher die Schale aus dachziegelförmig sich deckenden Kieselplättchen besteht, entstehen diese resp. die Körner bei *Difflugia* immer in der Nähe des Kernes und wandern von hier in das bei der Teilung herausquellende Plasma des neu gebildeten Individuums. Ohne allen Zweifel werden daher die Bauelemente der Schale in den genannten Fällen unter dem Einfluß des Kernes gebildet, ein Vorgang, der, wie Verworn mit Recht bemerkt, als Sekretion aufzufassen ist (geformtes Sekret) und in zahlreichen sezernierenden Zellen sein Analogon findet. Ich lege auf diese Tatsache besonderen Wert, weil, wie noch gezeigt werden soll, ganz ähnliche Vorgänge auch bei der Bildung von Skelettelementen vielzelliger Tiere sehr allgemein verbreitet sind.

Eine ähnliche Plättchenmosaik findet man außerdem noch in vielen anderen Fällen, so bei *Quadrula* mit großen viereckigen Plättchen (Fig. 45d), *Difflugia spiralis*, deren Gehäuse sich aus zahlreichen zylindrischen, etwas gekrümmten Stäbchen zusammensetzt, die ebenfalls aus organischer Substanz bestehen. Bemerkenswerterweise findet sich

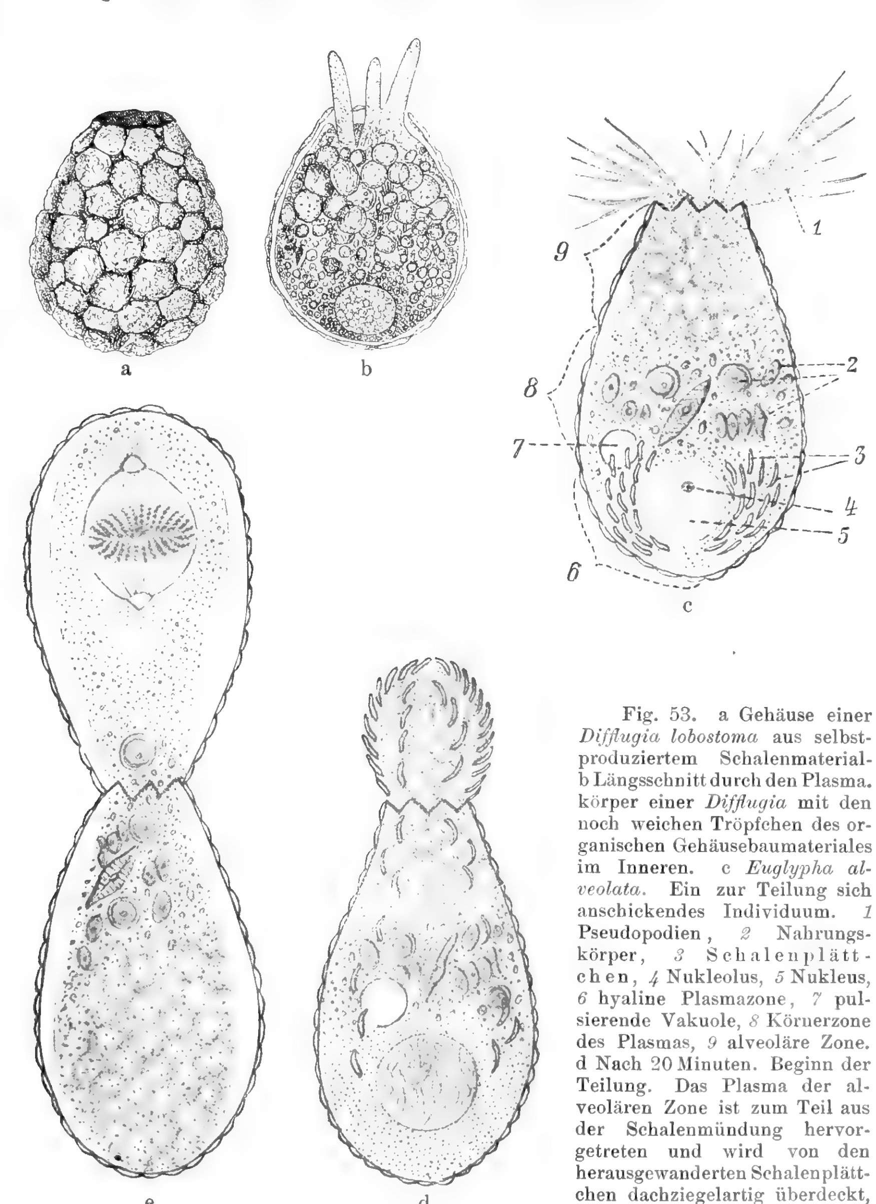
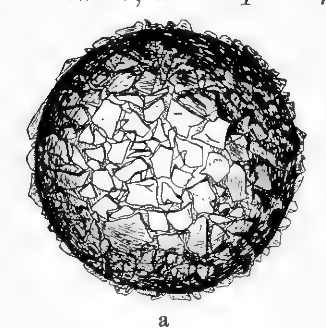


Fig. 53. a Gehäuse einer *Difflugia lobostoma* aus selbstproduziertem Schalenmaterial. b Längsschnitt durch den Plasmakörper einer *Difflugia* mit den noch weichen Tröpfchen des organischen Gehäusebaumateriales im Inneren. c *Euglypha alveolata*. Ein zur Teilung sich anschickendes Individuum. *1* Pseudopodien, *2* Nahrungskörper, *3* Schalenplättchen, *4* Nukleolus, *5* Nukleus, *6* hyaline Plasmazone, *7* pulsierende Vakuole, *8* Körnerzone des Plasmas, *9* alveoläre Zone. d Nach 20 Minuten. Beginn der Teilung. Das Plasma der alveolären Zone ist zum Teil aus der Schalenmündung hervorgetreten und wird von den herausgewanderten Schalenplättchen dachziegelartig überdeckt, das Plasma der hyalinen Zone hat an Volum zugenommen. e 1 Stunde 20 Minuten nach Beginn der Teilung. Die neue Schale des Tochtertieres ist vollständig aufgebaut, das Plasma der alveolären Zone ist in sie hinübergewandert. a, b nach VERWORN, c—e nach SCHEWIAKOFF.)

ein ganz ähnlicher Schalenbau auch bei einer hochentwickelten marinen Foraminiferen-Species der in Fig. 45e dargestellten *Carterina spiculotesta*. Die Bausteine der Schale sind hier weberschiffchen- oder wetzsteinförmige Körper von wechselnder Größe. Auch bei den Heliozoen finden sich Beispiele von ähnlich gebildeten Mosaikschalen (*Pinacocystis rubicunda, Pinaciophora fluviatilis*), deren Elemente hier aus Kiesel bestehen. Endlich sind Mosaikschalen noch die charakteristische Eigentümlichkeit der Acantharien-Gruppe der Sphärocapsiden (Haeckel, 30, p. 795 f.). Die Plättchen der letzteren sind rundlich oder polygonal in der Mitte durchbohrt. Sie bestehen angeblich aus organischer Substanz (? B.) und werden von einem Zement gleicher Natur zur Schalenwand verkittet.



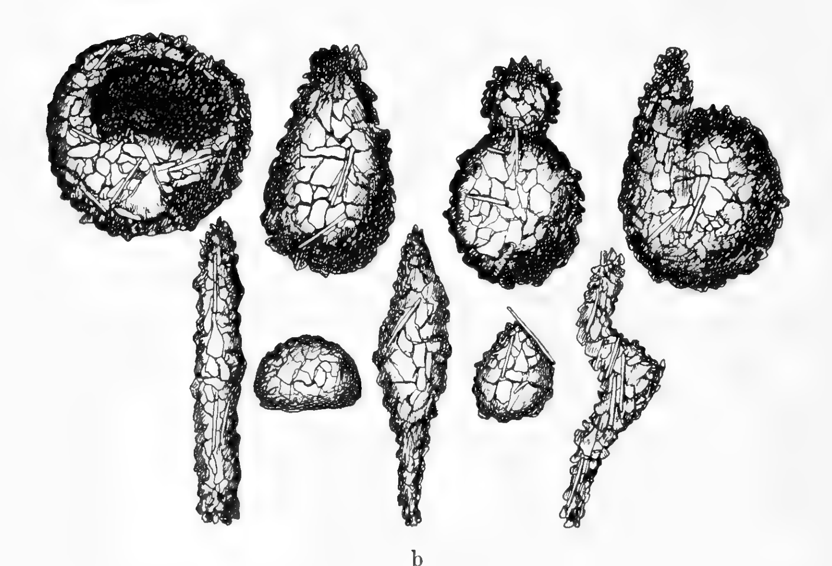


Fig. 54. a Künstliches, von einem Chloroformtropfen in Wasser mit Glassplittern gebautes Gehäuse. Vergr. $^{100}/_{1}$. b Musterkarte künstlicher Gehäuse von nicht-kugeliger Gestalt, von Oeltropfen mit Quarzkörnchen hergestellt. (Nach Rhumbler.)

Es läßt sich nun leicht zeigen, daß auch das zierliche und kunstvolle Mauerwerk der Plättchen in den letzterwähnten Fällen keineswegs durch Tätigkeit der lebenden Zelle zustande kommt, sondern daß dessen Bildung durchaus von den Gesetzen der Oberflächenspannung beherrscht wird, die überhaupt, wie man heute schon sagen kann, bei fast sämtlichen Lebenserscheinungen einzelliger Tiere und insbesondere der Rhizopoden die allerwichtigste Rolle spielen.

Verreibt man Glas oder Sand möglichst fein unter Zusatz von Chloroform oder Oel, bis die Splitterchen etwa die Größe der Bausteinchen eines Difflugien-Gehäuses haben, so ist es nicht schwer,

äußerst kleine Tröpfchen des Gemisches zu erhalten, welche in einer geeigneten Zusatzflüssigkeit von geringerem spezifischen Gewicht, als der „bauenden“ Flüssigkeit zukommt, untersinken. Man braucht nur etwas von der Mischung in einer recht spitzen Pipette aufzusaugen und dann beim Ausdrücken derselben die Spitze rasch in dem äußeren Medium (Wasser, resp. Gemische aus Wasser und Alkohol) zu bewegen, um Tröpfchen zu gewinnen, die die Größe eines Difflugien-Gehäuses nicht übersteigen. Bei mikroskopischer Untersuchung der abgeschleuderten Tröpfchen findet man dann jedes von ihnen mit einer dichten, gehäuseartigen Glassplitterdecke überzogen (Fig. 54a). Schöner als die so erhaltenen Chloroformgehäuse in Wasser sind die Oelgehäuse bei Untersuchung in 70-proz. Alkohol und ist insbesondere die Lückenlosigkeit (Dichtigkeit) des Gefüges hier noch auffallender. Die Formenmannigfaltigkeit solcher künstlicher Gehäuse ist recht beträchtlich und es finden sich zahlreiche Analogien mit natürlichen Testaceen-Gehäusen. So finden sich birnförmige Tropfen, welche den Gehäusen der *Difflugia pyriformis*-Gruppe gleichen oder solche, wo der schmälere Teil der Birne sich umbiegt und dem breiteren anliegt, wie bei Gehäusen von *Lacqueresia spiralis* (Fig. 54b). Fügt man der „bauenden“ Flüssigkeit (Oel) sehr reichlich Baumaterial bei, so entstehen oft sehr lange Glassplitter- resp. Sandröhren oder Spindelformen, wie sie sich in der Natur beispielsweise bei den Gehäusen der Foraminiferenfamilie der Rhabdamminidae zahlreich finden. In allen diesen Fällen ist die Abweichung von der Kugelform, die man nach den Gesetzen der Oberflächenspannung eigentlich bei allen Tropfen erwarten müßte, so zu erklären, daß die Fremdkörper sich auf der Oberfläche schneller zu einem dichten Gefüge zusammenordnen, als der Tropfen sich abzurunden vermochte. Dies wird natürlich um so leichter eintreten, je reichlicher Baumaterial vorhanden ist. Als Ursache der Abweichung von der Kugelgestalt dürften aber sowohl bei der künstlichen wie natürlichen Entstehung der Gehäuse Druckdifferenzen während des Austretens des Tropfens resp. des Plasmas bei der Knospung aus der Pipettenöffnung oder Schalenmündung maßgebend sein.

„Diese Druckdifferenzen müssen allerdings bei den Testaceen wegen der konstanten Aehnlichkeit (nicht Gleichheit) der Gehäuse gesetzmäßige sein, während sie bei den künstlichen Tropfengehäusen mehr oder weniger zufällige sind“ (Rhumbler). Fast ausnahmslos wird die Wand der künstlichen wie der natürlichen Testaceen-Gehäuse nur von einer einzigen Lage von Bausteinchen gebildet und zeigt keine Lücken des Mauergefüges. Im Innern der Tropfen bleibt auch nicht das kleinste Stückchen Baumaterial zurück, gerade wie auch beim „Bauen“ der natürlichen Schalen, deren Bildung ja immer an den Knospungsvorgang gebunden ist, keines der vorher von der Mutterzelle aufgenommenen, resp. von ihr gebildeten Bausteinchen im Plasmakörper zurückbleibt. Es kommt gelegentlich vor, daß Testaceen-Gehäuse an größere Steinchen oder fremde Schalen fest gekittet sind, oder daß die Bausteinchen nicht flachliegen, sondern radiär gestellt sind. Auch solche zufällige Besonderheiten der natürlichen Schalen lassen sich künstlich nachahmen (Fig. 55).

Es war schon oben die Rede von der zierlichen Plättchenmosaik mit zwischengelagerten kleineren Körperchen, wie sie sich bei den Schalen von *Difflugia lobostoma* findet. Auch diese komplizierte Musterung

konnte Rhumbler in kaum glaublicher Aehnlichkeit an seinen künstlichen Tropfengehäusen nachahmen, indem er ein Gemisch von Chloroform und Provenceröl, dem Schellacklösung (in Alk. absol.) beigemengt war, zusammen mit Zinnober und äußerst feinen Glassplittern verrieb und das Gemenge dann in 70-proz. Alkohol ausspritzte. Es entstehen in den kugeligen Tropfen zunächst Schellacknebel, welche bald zu kleinsten Tröpfchen sich umgestalten, die nun ihrerseits mit den festen Partikeln (Glassplitter, Zinnober) beladen an der Oberfläche des großen Tropfens sich sammeln. Hier angelangt, breiten sie sich zu Plättchen aus, die sich ganz wie jene des Gehäuses von *Difflugia lobostoma* aneinander lagern und zwischen ihren Fugen die Glassplitterchen und die Zinnoberkörnchen einordnen (Fig. 56a). Rhumbler glaubt, daß auch die kugeligen (wahrscheinlich zunächst

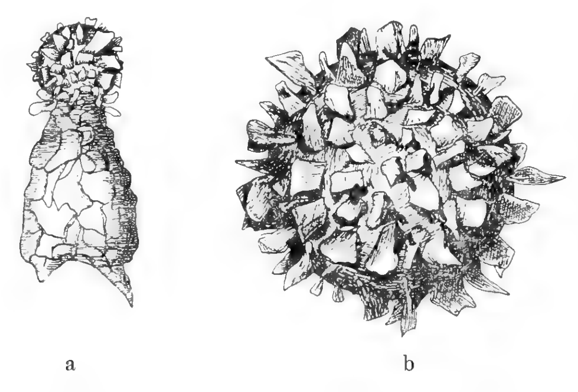


Fig. 55. a *Difflugia bicuspidata* mit extrathalamer Dauercyste, auf welcher die Bausteinchen radiär abstehen. b Künstliches Gehäuse von einem Gemischtropfen aus Knochenöl und Chloroform in Alc. absol. Die Glassplitter sämtlich in Radiärstellung. (Nach Rhumbler.)

gallertigen) Körperchen, aus welchen, wie Verworn gezeigt hat, schließlich die Plättchen der Schalen von *D. lobostoma* gebildet werden, „vor ihrer Erstarrung auf dem neuen Gehäuse während des Knospungsvorganges verflüssigt werden, womit eine volle physikalische (nicht chemische) Koinzidenz der beiden Vorgänge gegeben wäre. Auch die Kieselstäbchen, aus welchen zuweilen die Gehäuse von *Laquereusia spiralis* bestehen, scheinen in einem zähflüssigen oder gallertigen Zustand von der Mutterzelle abgeschieden zu werden und erst dann zu erstarren, wenn sie bei der Knospung auf die Oberfläche des Tochtergehäuses gelangen. Desgleichen würde sich die Prismenstruktur der Schale von *Arcella* (Fig. 44) nach Rhumbler, mit dem auch Awerinzew im wesentlichen übereinstimmt, dadurch erklären lassen, daß kugelige Tröpfchen, die im Weichkörper abgeschieden werden, an die Oberfläche steigen und hier erstarren oder eine Niederschlagsmembran abscheiden, und dabei sich durch gegenseitigen Druck zu sechseckigen Prismen abplatten. „Eine solche Abplattung kleiner, dicht gedrängter Tröpfchen kann man gelegentlich auch auf der Oberfläche von Luftblasen wahrnehmen, die in durch Anhauchen feucht gewordenen Kanadabalsam eingeschlossen sind. Auch die früher schon erwähnte Uhrfelder-Zeichnung tritt gelegentlich

an solchen künstlichen Nachbildungen hervor, am deutlichsten an alten Chloroformtropfen, die, in Wasser liegend, an ihrem oberen Pole nebelartige (Wasser-)Tröpfchen zusammenhäuften" (RHUMBLER, 70, p. 305, Fig. 87).

Es ist von Interesse, daß man künstlich an der Oberfläche von Flüssigkeitstropfen gehäuseähnliche Bildungen erzielen kann, deren Schönheit und Kompliziertheit selbst von den natürlichen Testaceen-Schalen nicht erreicht wird. Als Beispiele möge die beistehende Fig. 56b, c dienen.

Das aufgenommene Baumaterial bleibt oft sehr lange im Plasmakörper der Testaceen-Zelle ruhig zu einem Klümpchen geballt

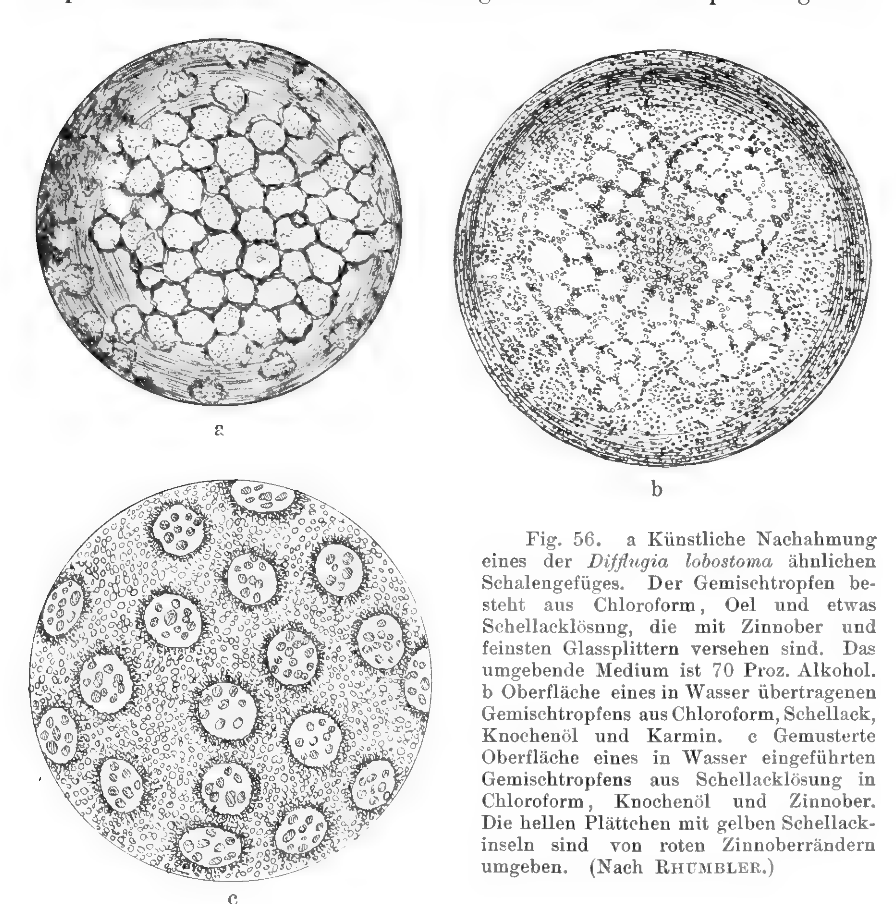


Fig. 56. a Künstliche Nachahmung eines der *Difflugia lobostoma* ähnlichen Schalengefüges. Der Gemischtropfen besteht aus Chloroform, Oel und etwas Schellacklösnng, die mit Zinnober und feinsten Glassplittern versehen sind. Das umgebende Medium ist 70 Proz. Alkohol. b Oberfläche eines in Wasser übertragenen Gemischtropfens aus Chloroform, Schellack, Knochenöl und Karmin. c Gemusterte Oberfläche eines in Wasser eingeführten Gemischtropfens aus Schellacklösung in Chloroform, Knochenöl und Zinnober. Die hellen Plättchen mit gelben Schellackinseln sind von roten Zinnoberrändern umgeben. (Nach RHUMBLER.)

liegen, ehe es bei dem Knospungsvorgang zum Bau eines neuen Gehäuses Verwendung findet und an die Oberfläche tritt, während in den bisher erwähnten Fällen die Chloroform- und Oeltropfen die eingelagerten Bausteinchen sofort an die Oberfläche fördern, sobald sie in das umgebende Medium gebracht werden. Es lassen sich aber, wie RHUMBLER zeigte, auch hier Bedingungen finden, unter welchen ein längerer Verbleib im Innern der Tropfen möglich wird. So behält mit Quarzkörnchen verriebenes Rizinusöl die Körnchen, wenn es statt

in 70-proz. Alkohol in flüssiges Paraffin tropfenweise eingetragen wird. Es hängt also wesentlich von dem umgebenden Medium ab, ob das Baumaterial auf die Oberfläche der Tropfen befördert wird, oder aber im Innern liegen bleibt.

Ein Umstand, der die natürlichen Testaceen-Gehäuse (sowie auch die der meerbewohnenden monothalamen, sandschaligen Foraminiferen) von den künstlichen Tropfengehäusen unterscheidet, ist ihre viel größere Dauerhaftigkeit und Festigkeit, was darauf zurückzuführen ist, daß gleichzeitig mit dem Baumaterial eine die einzelnen Bausteinchen miteinander verbindende Kittsubstanz abgesondert wird und an die Oberfläche tritt, um hier wie Mörtel zu erstarren. Sie wird zweifelsohne in sehr zähflüssiger Form im Plasma abgesondert, ähnlich wie das Bildungsmaterial der Plättchen von *Difflugia lobostoma* und in der Tat konnte Rhumbler Kittsubstanztropfen in großer Menge im Plasmakörper von Saccaminen nachweisen. Ist nun außerdem die Kohäsion der Kittmasse größer als ihre Adhäsion zum Wasser und zum Plasma, so muß sie wie die festen Bausteinchen selbst an die Oberfläche steigen und sich hier ausbreiten. Auch diesen Vorgang ahmte Rhumbler künstlich nach. Die Stelle des Plasmakörpers vertritt ein Oeltropfen, in welchen mit feiner Pipette frisches Hühnereiweiß eingeführt wird, welches das Analogon der Kittsubstanz darstellt. Wird dann der Tropfen in 70-proz. Alkohol gebracht, so steigt das Eiweiß augenblicklich an die Oberfläche des Oeltropfens, um sich hier zu einer dünnen gleichmäßigen Decke auszubreiten, sobald man es an irgendeiner Stelle mit der Oberfläche des Oeltropfens in Berührung bringt. Dies geschieht am lebenden Objekt durch Strömungen des Plasmas, welche bei der Kammerbildung leicht nachzuweisen sind. Bei den künstlichen Tropfen werden die Strömungen durch partielle minimale Lösungsvorgänge des Oels im umgebenden Alkohol oder des Chloroforms im Wasser veranlaßt. Was nun das Aufsteigen der Bausteinchen selbst anlangt, so hat es zur Voraussetzung, daß die Adhäsion derselben zur Kittmasse größer ist als ihre Adhäsion zum umschließenden Plasma und zum Wasser im Falle der Bildung natürlicher Gehäuse. „Sind diese Bedingungen erfüllt, so wird die Kittmasse sich überall den Bausteinchen anhängen, wo sie immer mit ihnen in Berührung kommt, einerlei, ob dies schon im Innern des Weichkörpers oder erst auf der Oberfläche desselben geschieht.“ „Aus den genannten Bedingungen ergibt sich die lückenlose Aneinanderfügung der Partikel, indem kapillare Flüssigkeitsschichten, wenn sie zwischen verschiebbaren Wänden irgendwelcher Art hochsteigen, diese aneinanderzuziehen suchen“ (Fig. 57). Es müssen sich daher auch die Bausteinchen, zwischen deren Begrenzungsflächen die flüssige Kittmasse emporsteigt, so dicht wie möglich aneinander legen. Erstarrt nun der Kitt, so ist das dichte Mauergefüge fertiggestellt und in seiner ganzen Entstehungsgeschichte vollauf begreiflich.

Für gewöhnlich geht die Bildung der Tropfengehäuse so rasch vor sich, daß es unmöglich ist, den Vorgang selbst genauer unter dem Mikroskop zu verfolgen. Dies gelingt jedoch, wenn man statt Chloroform eine zähere Flüssigkeit, wie z. B. Rizinusöl zum Aufbau derselben verwendet und die Tropfen in 70-proz. Alkohol untersucht, in dem sich die mit Glassplittern beladenen Tropfen sofort zu Boden senken. Dann sieht man, wie sich die Glassplitter „wie aus einer Versenkung“ einer nach dem anderen aus der Tropfenmasse

hervorheben; „den Bruchteil einer Sekunde verweilt er noch an der Stelle, wo er aus dem Tropfen hervorgetreten ist, dann setzt er sich langsam in Bewegung, mit gleichbleibender Geschwindigkeit über die Oberfläche hinziehend, indem er sich auf dem kürzesten Wege nach dem Bauplatz hinbegibt, wo sich ein Glassplitter lückenlos an den anderen zu einem kunstvollen Mauerwerk aneinander fügt.

Anscheinend gänzlich dem physikalischen Verständnis entzogen scheint die Tatsache zu sein, daß während der Knospung von Testaceen vielfach Fremdkörper, welche neben dem eigentlichen Baumaterial im Innern der Mutterzelle liegen, wie insbesondere Nahrungskörper verschiedener Art, nicht mit an die Oberfläche der Knospe steigen. So finden sich gelegentlich im Innern von *Euglypha* Diatomeen, welche im Weichkörper verbleiben, während die hier gebildeten Plättchen allein zum Bau der Knospenschale verwendet

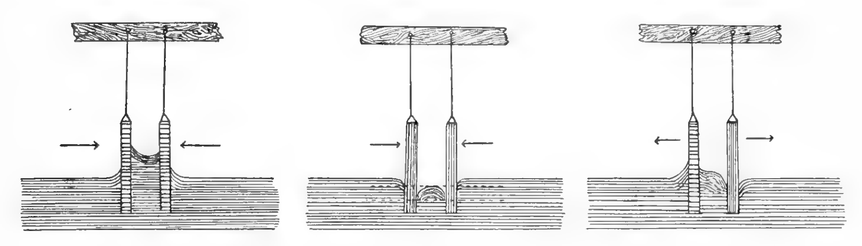


Fig. 57. Zwei parallel aufgehängte Platten tauchen mit ihrem unteren Ende A in eine sie benetzende Flüssigkeit; diese steigt zwischen ihnen hoch und zieht sie zusammen. B in eine sie nicht benetzende Flüssigkeit; diese zieht sich zwischen ihnen zurück, und sie treten auch hier in Berührung. C Die eine Platte wird benetzt, die andere nicht. Die Platten entfernen sich voneinander. (Nach Wüllner.)

werden. „Die *Euglypha* scheint hier während des Gehäusebaues zwischen den Plättchen und den eingelagerten Fremdkörpern eine Unterscheidung zu treffen, die den Eindruck einer besonderen Befähigung organischer Substanz erwecken könnte.“ Aber auch an Tropfen konnte Rhumbler unter Umständen eine solche scheinbare Auswahl beobachten. Werden Oele mit Glas oder Sand und Steinkohle verrieben, so bleibt dann bei der Herstellung der Tropfengehäuse die Kohle im Innern liegen und nur die Glassplitter oder Sandkörnchen finden Verwendung.

Glyzerin mit Glassplittern und Zinnober verrieben und dann tropfenweise in Provenceröl gebracht, hält umgekehrt die Glassplitter im Innern und sammelt den Zinnober zu einer Gehäusedecke auf der Oberfläche. Ebenso verhält es sich, wenn Quarzsplitter und Indigo mit Rizinusöl verrieben in Paraff. liquid. eingetragen werden, während solche Tropfen in Alkohol die Quarzsplitter an die Oberfläche steigen lassen. Ob eine solche scheinbare Auswahl und in welchem Sinne sie erfolgt, hängt offenbar einerseits von der Beschaffenheit der Tropfenflüssigkeit und andererseits von der Natur des umgebenden, die Oberflächenspannung alterierenden flüssigen Mediums ab. Immer aber handelt es sich um rein physikalische Vorgänge. Wenn daher in einem Falle (von *Euglypha*) ein gewisses Baumaterial (Diatomeen) zurückbehalten wird, welches von anderen Formen (*Centropyxis*) gerade mit Vorliebe Verwendung findet, so läßt sich dieses Verhalten unter der

Voraussetzung einer entsprechenden physikalischen Verschiedenheit der Weichkörper leicht verstehen.

Ganz analoge Verhältnisse des Gehäusebaues wie bei den Testaceen finden wir auch wieder bei den niedersten monothalamen Foraminiferen den sandschaligen Rhabdamminiden und Ammodisciden und es wurde schon oben bemerkt, daß es unter gewissen Umständen gelingt, auch solche Formen aus sandführenden Flüssigkeitstropfen künstlich herzustellen. Man darf daher auch annehmen, daß die Mechanik des Gehäusebaues in beiden Fällen die gleiche sein wird. Hier wie dort geschieht die Aneinanderlagerung der durch Strömungen im Plasma an die Oberfläche getretenen Bausteinchen durch Kapillarattraktion. Der bleibende Zusammenhalt aber wird durch eine erstarrende Kittmasse vermittelt, welche mit dem festen Baumaterial gleichzeitig und aus gleichen Gründen an die Oberfläche tritt.

Wenn es schon überraschen muß, wie absolut vollkommen die Uebereinstimmung des Gefüges der natürlichen Gehäuse von Testaceen und sandschaligen Foraminiferen einerseits und der künstlichen Tropfengehäuse andererseits ist, so ist es doch noch viel erstaunlicher, daß es gelingt, auch die sehr mannigfaltigen Formen der Schalen künstlich nachzubilden. Rhumbler konnte dadurch, daß er Hg-Tropfen in Chromsäurelösungen von passender Konzentration brachte alle Schalenformen, die innerhalb der Familien der Rhabdamminiden und Ammodisciden überhaupt vorkommen mit vollkommener Treue künstlich nachbilden (67, II).

Werden kleine Quecksilbertröpfchen (0,1—3 mm Durchmesser) in einer Schale mit ebenem Boden mit Wasser übergossen und so viel Chromsäure in Kristallen zugesetzt, daß eine etwa 5-proz. Lösung entsteht, so überziehen sich die Tröpfchen sehr bald mit einer braunen Schicht von Quecksilber-Oxydul-Chromat, und erleiden im weiteren Verlaufe des Versuches eigentümliche Formwandlungen, die sich in zwei Gruppen scheiden lassen. In einem Falle werden zunächst durch die Bildung der Chromatrinde Gehäuse erzeugt, welche in ihrer Form durchaus jenen des Genus *Saccamina* entsprechen (Fig. 58). Durchschneidet man ein solches kugeliges Tropfengehäuse, nachdem es längere Zeit (1—2 Tage) in stärkerer Chromsäure (15—20-proz.) gelegen hat, so findet man die Wand geschichtet und erkennt leicht, daß jede Schicht aus radiär zum Kugelzentrum angeordneten braunroten Kriställchen zusammengesetzt ist. Es ist leicht verständlich, daß diese geschichtete Wand, deren Elemente nur nach dem Zentrum der Kugelschale hin zu wachsen vermögen, mit ihrem Dickerwerden einen Druck auf das umschlossene Hg ausüben muß, bis schließlich an der Stelle geringster Widerstandsfähigkeit die Chromathülle reißt und Hg vorquillt. Die so gebildete Kuppe überzieht sich alsbald wieder mit einer Chromathülle, die fortdauernd am Scheitel reißt, da immer neues Hg ausgepreßt wird. „Alle hinter dem Hg-Scheitel gelegenen Teile der Hg-Oberfläche stehen länger unter der Säurewirkung und umgeben sich daher auch mit dickeren Lagen der Oxydulschicht, so daß der Scheitel stets der Ort minoris resistentiae bleibt, der vom Hg-Druck durchbrochen wird.“ Auf diese Weise entsteht durch allmähliches Auswachsen des anfänglichen

kleinen Mündungskegels eine immer länger werdende Röhre und das Tropfengehäuse nimmt die Form einer *Rhabdammina*-Schale an. Seltener erscheint die von der Anfangskammer (dem Tropfengehäuse) ausgehende Röhre gerade, meist ist sie gewunden oder auch verzweigt, bisweilen deutlich segmentiert, immer aber ahmen ihre Formen die Gehäuse irgendwelcher Rhabdamminiden oder Ammodisciden täuschend nach. Die Fig. 59 gibt hierfür ausgezeichnete Beispiele.

Die große Mannigfaltigkeit aller dieser Formen, die sich unter anscheinend völlig gleichartigen Bedingungen durch die Wechselwirkung zwischen Hg-Tropfen und Chromsäure bilden, während die ent-

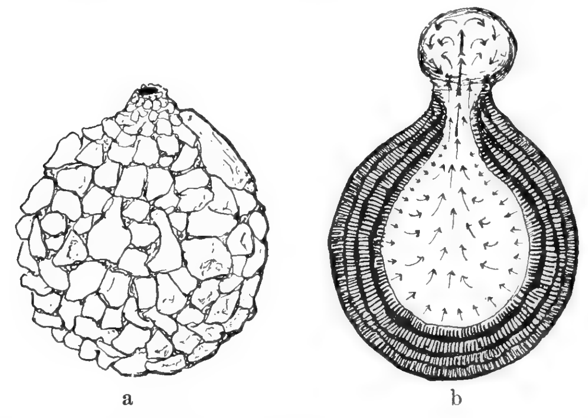


Fig. 58. a *Saccamina sphaerica.* b Ideeller Durchschnitt durch einen längere Zeit in (5 %) Chromsäure liegenden Quecksilbertropfen. Man sieht die Schichtung der Quecksilberoxydulchromathülle und die radiäre Stellung der Kristalle in ihr. Die Pfeile geben die Druckrichtungen an, welche das Quecksilber aus der Hülle heraustreiben und vorn einen Wirbel im Quecksilber erzeugen. (Nach Rhumbler.)

sprechenden Gestaltungen der Foraminiferengehäuse für die betreffende Species innerhalb enger Grenzen der Variation konstant bleiben, erklärt sich, wie bei Beschreibung der polythalamen Foraminiferen näher zu erörtern sein wird, letzterenfalls wahrscheinlich durch ganz bestimmte, für die Art charakteristische Anomogenitäten der Oberflächenspannung des flüssigen Körperplasmas. Für die Quecksilbernachbildungen aber dürften Unterschiede der Konzentration der umgebenden Chromsäurelösungen im Bereiche jedes einzelnen Tropfens maßgebend sein, die unter den gegebenen Versuchsbedingungen notwendig entstehen müssen. (Nachträgliches Zufügen der kristallinischen Säure zu dem Wasser, in welchem die Hg-Tropfen verteilt liegen.)

„Geradegestrecktes Wachstum ergibt sich, wenn die Röhrenwand bei überall gleicher Lagerung der sie zusammensetzenden Kristalle bei ihrem Vorwachsen allseitig eine gleich konzentrierte Chromsäure antrifft. Krümmungen entstehen, wenn eine Seite der Röhre rascher in die Länge wächst oder unter dem allgemeinen Binnendruck sich infolge geringerer Widerstandskraft stärker dehnt als die andere. Die rascher wachsende oder stärker gedehnte Seite der Röhre wird natürlich zur Konvexseite, die am geringsten wachsende oder sich am wenigsten dehnende Röhrenseite wird zur Konkavseite der Krümmung“ (Rhumbler).

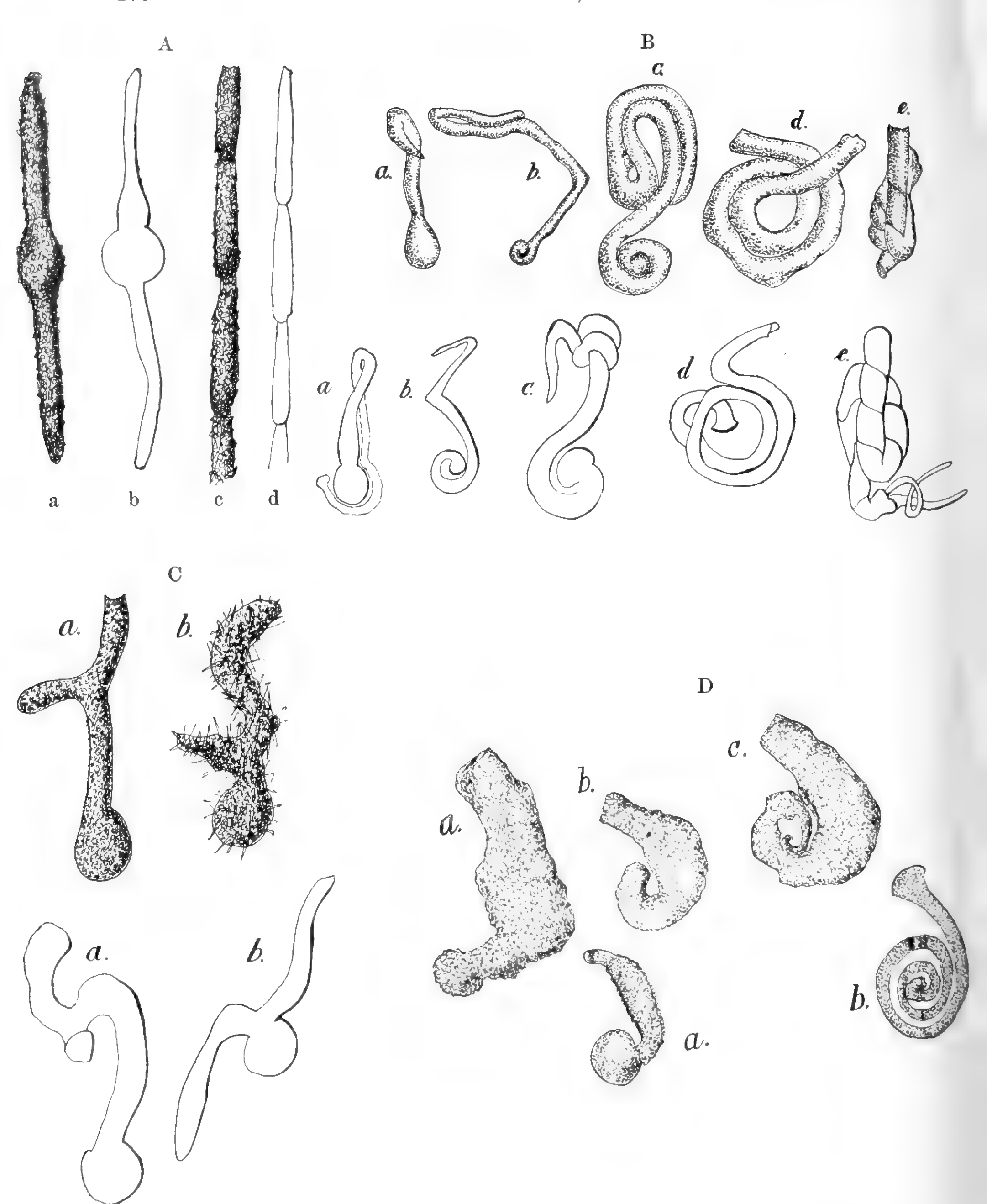


Fig. 59. A, a *Rhabdammina linearis*, b Quecksilbernachahmung, c *Rhabdammina discreta*, d Quecksilbernachahmung. B, a—e *Hyperammina* (*Tolypammina*) *vagans* (jurassische Exemplare), darunter Quecksilbernachahmungen derselben Formen. C, a u. b *Hyperammina ramosa*, darunter die entsprechenden Quecksilbernachahmungen. D, a—c *Psammonyx vulcanicus*, darunter entsprechende Quecksilbernachahmungen. (Nach Rhumbler.)

Die Analogie der geschilderten Hg-Exkreszenzen mit den Gehäusen gewisser lebender Foraminiferen macht sich auch darin geltend, daß hier wie dort häufig Teilungsvorgänge beobachtet werden, die sich ebenfalls ohne Schwierigkeit mechanisch erklären lassen.

Wie man sieht, liegt die physikalische Uebereinstimmung zwischen der Entstehung der Gehäuseformen monothalamer sandschaliger Foraminiferen und der künstlich erzeugten „wachsenden" Hg-Nachbildungen derselben vor allem in dem Umstande begründet, daß in beiden Fällen eine Flüssigkeit (Plasma oder Hg) sich mit einer festen Hülldecke überkleidet (wobei es natürlich völlig gleichgültig ist, ob diese aus aufgenommenen Fremdkörpern [Sand] „gebaut" wird oder als ein direktes Produkt des Plasmakörpers aufzufassen ist), die an irgendeiner Stelle durchbrochen wird, so daß der flüssige Inhalt, vorquellend, aufs neue mit dem umgebenden Medium in Berührung kommt, wodurch neue Hüllsubstanz an die Oberfläche gefördert wird. Auf diese Weise wächst aus der ursprünglich kugeligen Anfangskammer eine Röhre hervor oder es entstehen an mehreren Stellen solche Exkreszenzen, welche nun unter dem Einfluß anomogener Oberflächenspannungen der „bauenden" Flüssigkeit sehr verschiedene Formen annehmen können, „indem sie entweder geradegestreckt bleiben oder sich unregelmäßig einkrümmen oder sich in regelmäßigen Spiralen aufwinden, was gelegentlich beiderseits und in jedem Falle mit einer Verzweigung oder mit einer mehr oder weniger ausgesprochenen Segmentierung, die bei den Foraminiferen die Vorläuferin echter Kammerung ist, verbunden sein kann oder ohne solche Besonderheit geschieht".

b) Die Entstehung polythalamer Foraminiferenschalen.

So wie bei den monothalamen Foraminiferen sowohl die Art der Wandbildung, wie die Form der Schalen sich in überraschend einfacher Weise auf Flüssigkeitsmechanik zurückführen ließ, so spielen, wie schon Dreyer vermutete und Rhumbler exakt nachwies, dieselben mechanischen Gesetze auch bei der Bildung der Schalen der polythalamen Formen die wesentlichste Rolle. Dies läßt sich von vornherein vermuten, wenn man die oft sehr weitgehende Uebereinstimmung der Gehäuseform bei monothalamen und polythalamen Foraminiferen sowie die Tatsache berücksichtigt, daß bei beiden wieder die Schalenform so gut wie ganz unabhängig von dem Baumaterial ist. Es finden sich sowohl bei monothalamen wie polythalamen Foraminiferen sandschalige und kalkschalige Formen, die einander vollkommen gleichen (isomorphe Formen nach Neumayr).

Sandige Reihe:	Kalkige Reihe:
Ammodiscus	*Cornuspira*
Nodosinella	*Nodosaria*
Rheophax, Haplostiche	*Nodosaria, Dentalina, Lagena*

usw.

In der Tat hat Quincke (64a), von ganz anderen Gesichtspunkten geleitet, unabhängig von Rhumbler Metallsalzvegetationen künstlich erzeugt, welche in dem Punkte noch über die Quecksilbernachbildungen

hinausgehen, als einige segmentierte Formen eine wirkliche echte Kammerung (nicht bloß Segmentierung) zeigten und dem Formenkreis der Nodosarien entsprechen (Fig. 60).

Quincke benutzte dünnwandige hohle Glasfäden von 0,5—1 mm Durchmesser und 6—10 mm Länge. Diese werden mit der einen Salzlösung gefüllt ($CuSO_4$ von spez. Gew. 1,019) und auf einen Objektträger mit einem Deckglas eingedeckt. Die andere Salzlösung (Ferrocyankalium, spez. Gew. 1,025) läßt man seitlich zufließen. „An der Berührungsstelle der beiden Flüssigkeiten entsteht eine braune durchsichtige Haut von flüssigem ölartigem Ferrocyankupfer, welche die Gestalt eines Kugelabschnittes hat, nach kurzer Zeit (1 Sekunde etwa) erstarrt und von dem hydrostatischen Druck der spezifisch schwereren Ferrocyankalium-Lösung durchbrochen wird. Diese strömt als zylindrischer Flüssigkeitsstrahl in die $CuSO_4$-Lösung ein, bildet an der Berührungsfläche mit derselben einen flüssigen Schlauch von Ferrocyankupfer, der sich zu einer kugelförmigen Blase zusammenziehen will. Ehe der Gleichgewichtszustand eingetreten ist, erstarrt der flüssige Schlauch, wird an der dünnsten Stelle durchbrochen, es folgt derselbe Vorgang von neuem, die einzelnen in der Mitte erweiterten Schlauchstücke reihen sich aneinander und bilden eine hohle Röhre mit einzelnen Anschwellungen von erstarrtem Ferrocyankupfer" (Quincke).

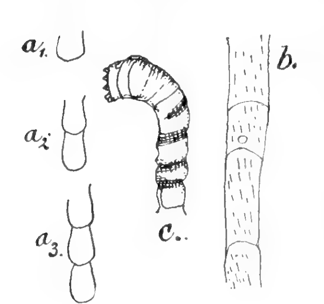


Fig. 60. Gekammerte Ausläufer von Metallsalzvegetationen. a_1 — a_3 aufeinanderfolgende Stadien eines segmentierten Schlauches von Ferrocyankupfer. b u. c Segmentierte Schläuche einer durch Einlegen eines Eisenvitriolkristalles in Wasserglaslösung entstandenen Vegetation. (Nach Quincke.)

Ursprünglich im frühesten Jugendstadium sind alle später polythalamen Formen monothalam. Die weitere Kammerbildung geschieht nun in ganz ähnlicher Weise wie es eben von den künstlichen gekammerten Röhren Quinckes geschildert wurde, der jugendliche Weichkörper tritt mit einem gewissen Anteil aus der Schalenmündung hervor, sobald er in entsprechender Weise ausgewachsen ist und scheidet dann auf der Oberfläche der vorgeflossenen Sarkode eine neue Schalenwand ab, die später durch Durchstoßen eine neue Mündung erhält. So ist der Zusammenhang zwischen der Embryonalkammer und der neuen Kammer hergestellt. In gleicher Weise gliedern sich nun auch die weiteren Kammern an. Immer fließt die vordere Sarkodepartie aus der Mündung hervor und legt sich dabei, wie jede andere Flüssigkeit von geeigneter Adhäsion tun müßte, der Wand der früheren Endkammer an, indem sie sich im übrigen mehr oder weniger abrundet, was gleichfalls jede andere Flüssigkeit unter der Wirkung ihrer Oberflächenspannung tun würde.

„Wenn der zur Neuerzeugung einer Kammer schreitende Sarkodeteil aus der Mündung der Endkammer austritt, so kommt seine Oberfläche mit zweierlei Medien in Berührung, die nicht bloß der Substanz, sondern auch dem Aggregatzustande nach verschieden sind; nämlich erstens mit dem ‚flüssigen' Meerwasser und zweitens mit einem größeren oder kleineren Anteil der ‚festen' Kalkwand seiner eigenen Schale." Da nun die Oberfläche der Sarkode zweifellos flüssig ist, so treten die physikalischen Sätze in Wirksamkeit, welche für die Berührung

zweier verschiedener Flüssigkeiten untereinander und zwischen Flüssigkeiten und festen Körpern gelten (Oberflächenspannung und Kapillarität). Bei der Gestaltung der Anfangskammer kommt nur die Oberflächenspannung zwischen Plasma und Seewasser in Betracht, bei der Bildung der zweiten und der folgenden Kammern dagegen auch noch die Kapillarität zwischen Plasma und Gehäusewand.

α) Bedeutung der Randwinkel und der Flußfläche.

Infolge der Anziehung, welche die Teilchen einer festen Wand auf die mit ihr in Berührung kommenden Flüssigkeitsteilchen ausüben, muß in der Nähe der Wand eine Krümmung der Oberfläche der Flüssigkeit eintreten und diese wird daher die Wandfläche unter einem Winkel schneiden, dessen Größe von den Anziehungen der Wand und von der Kohäsion der Flüssigkeit abhängig sein wird (Randwinkel). Nehmen wir den einfachsten Fall, daß eine vertikale Wand in eine horizontale Flüssigkeitsoberfläche taucht, so ist der Randwinkel ($Q\ \alpha\ W$) kleiner als 90°, wenn die Flüssigkeit die Wand benetzt, umgekehrt aber ein stumpfer, wenn (wie z. B. zwischen Hg und Glas) die Wand nicht benetzt wird (Fig. 61). Auf das letzte Flüssigkeitselement (α) in der Oberfläche wirken hauptsächlich zwei Kräfte, nämlich einerseits die Adhäsion mit einer zur Wand senkrecht wirkenden Kraft ($\alpha\ A$) nach auswärts und andererseits die Kohäsion mit in die Flüssigkeit einwärts gerichteter Kraft ($\alpha\ C$). In (α) kann die Flüssigkeit nur im Gleichgewicht sein, wenn sich ihre Oberfläche daselbst senkrecht zu der Resultierenden (R) gestellt hat, in die Richtung der Tangente $\alpha\ Q$. Ganz analog verhält es sich, wenn eine Flüssigkeit mit einer horizontalen oder irgendwie geneigten Platte in Berührung kommt.

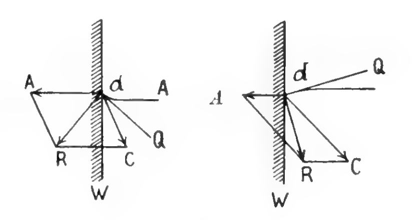


Fig. 61.

Die Größe des Randwinkels hängt lediglich ab von dem Verhältnis der wirkenden Kräfte und ist daher bei gleichbleibender Beschaffenheit der Wand und einer völlig einheitlichen (homogenen) Flüssigkeit unveränderlich (Satz von der Konstanz der Randwinkel). Aus diesem Grunde muß nun auch das flüssige Plasma einer polythalamen Foraminifere, wenn es aus einer Kammermündung vorquillt und mit der fertigen Kalkwand der letzteren in Berührung kommt, um eine neue Kammer zu bauen, mit der berührten Wand einen für dieselbe Schalenwand und dieselbe Sarkode gleichbleibenden Winkel bilden, einerlei, welche Neigung die berührten Wände von vornherein haben mögen. „Die Gleichheit der Randwinkel der Sarkode muß sich in einer Konstanz derjenigen Winkel dauernden Ausdruck verschaffen, mit welchen sich die Kammerwände innerhalb jeder Kammer auf die Wände der vorausgehenden Kammern ansetzen. Da dies fast immer mit gekrümmten Flächen geschieht, so bemißt sich natürlich der Randwinkel durch Tangenten, welche an die berührte ältere Wand einerseits und an die ihr anstoßende Wand der neuen Kammer andererseits im Schnitt-

punkt beider angelegt werden. Eigentlich dürfen immer nur die Tangenten der innersten Wandschicht als Schenkel der Randwinkel benützt werden. Bei gleichmäßiger Schalendicke prägt sich aber auch auf dem außeren Kontur die Gleichheit des Randwinkels naturgemäß aus (relative äußerliche Randwinkel)." Am einfachsten läßt sich die Konstanz des Randwinkels bei denjenigen Schalen erkennen, die ihre Kammern mehr oder weniger perlschnurartig in eine Linie hintereinander ordnen, wie dies bei dem Nodosarien-Typus der Fall ist (Fig. 62). Fig. 63e zeigt an *Reophax nodulosa*, daß der relative äußerliche Randwinkel 120° beträgt, während der absolute am Längsschliff gemessen 50° ergibt. Da die Größe des Randwinkels, wie schon erwähnt, nur von der Natur der berührten Wand (Kalkschale) und von derjenigen der berührenden Flüssigkeit (Sarkode), sowie des Meerwassers als äußerem Medium abhängt, so sollte man, da die Kalkschale und das Seewasser im Bereich derselben als gleichbleibend angesehen werden dürfen, eigentlich erwarten, daß für eine und dieselbe Foraminiferen-Species sämtliche Rand-

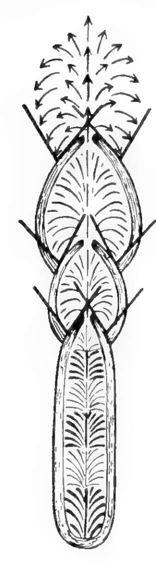


Fig. 62. Schema, soll die Entstehung der Randwinkelbildung bei periodischem polythalamen Schalenwachstum veranschaulichen. Der primordiale Schalenteil, der kontinuierlich gewachsen ist, entbehrt der Randwinkel, bei dem gekammerten Schalenteil sind sie dagegen vorhanden. (Nach Rhumbler.)

winkel der Schale untereinander gleich sein müßten, wenn anders die Schalenform durch Flüssigkeitsspannungen bestimmt wird. Tatsächlich zeigt sich nun aber, daß Gleichheit sämtlicher Randwinkel nur in solchen Fällen vorkommt, wo die Schalenachse median, d. h. im Zentrum sämtlicher Kammerquerschnitte verläuft, während bei exzentrischer Lage der Schalenachse immer nur die homologen Randwinkel einander gleich sind und zwar liegt der größere Randwinkel in nächster Nähe der Mündungsachse, der kleinste am weitesten von ihr entfernt. Dies gilt ebensowohl von Formen, deren Kammern in einer Linie hintereinander aufgereiht sind, wie für solche, deren Schalenachse irgendwie spiralig aufgewunden ist (Fig. 63a—d). Im übrigen ist die Konstanz der Randwinkel der Foraminiferen unabhängig von der Form und der Zahl der Mündungsachsen, sowie von der Schalen- und Kammerform, von der Kammeranordnung und von der Kammergröße.

Wie läßt sich nun mit Rhumblers Auffassung die Tatsache vereinen, daß in den angegebenen Fällen nur die homologen Randwinkel untereinander gleich sind? Offenbar geht dies nur unter der Voraussetzung, daß das Plasma der lebenden Zellen nicht eine durch und durch gleichartige, homogene Flüssigkeit darstellt, sondern lokale Verschiedenheiten darbietet, welche entsprechende Unterschiede der Oberflächenspannung zur Folge haben („anomogene Oberflächenspannung", Roux). „Diese örtliche und zeitliche Verschiedenheit der Oberflächenspannungen muß aber, soweit durch

sie typische, d. h. bei den Individuen derselben Art, resp. bei den Nachkommen derselben Eltern stets in gleicher Weise wieder gebildete Gestaltungen hervorgebracht werden, selber eine ‚typische‘ sein“ (Roux).

Daß nun lebende Zellen nicht aus völlig homogenem Plasma bestehen und speziell auch an der Oberfläche eine Mosaik von Flächenelementen mit verschiedenen chemischen und physikalischen Eigen-

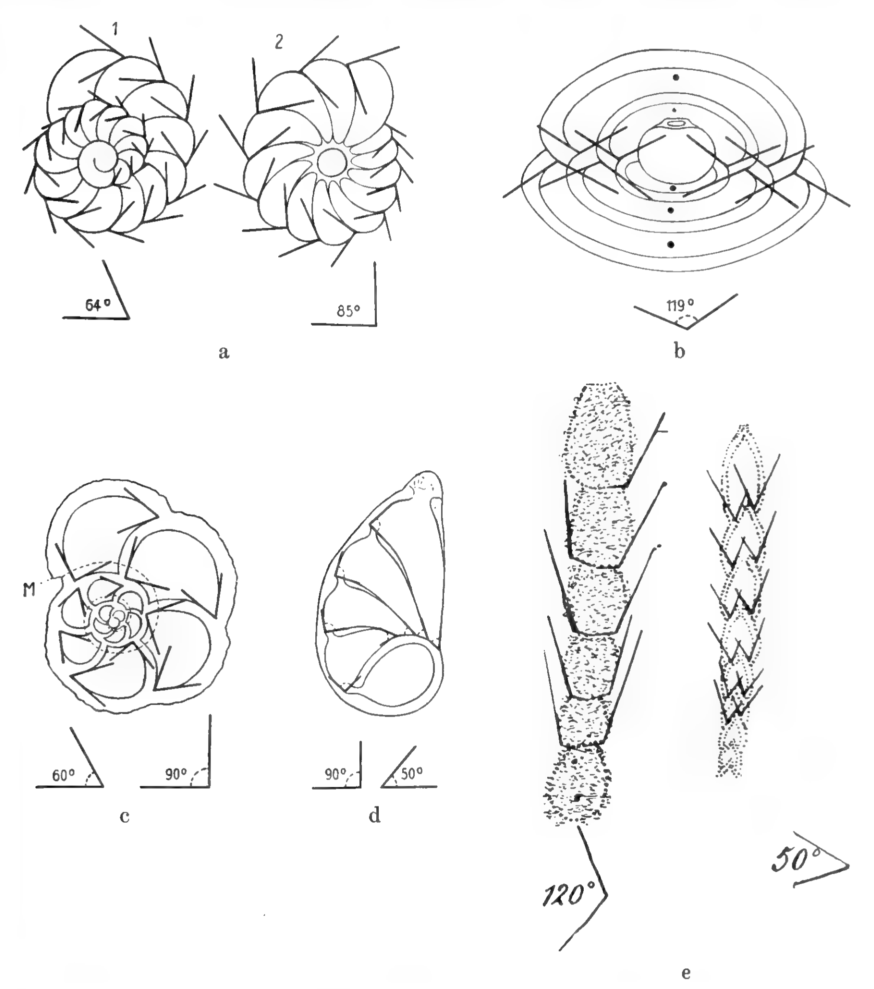


Fig. 63. a *Kotalia Beccarii*. 1 von der Dorsalseite, 2 von der Ventralseite gesehen, der relative Randwinkel beträgt auf der ersteren 64°, auf der Ventralseite aber 85°. b Querschnitt durch die Mitte von *Biloculina fischeri*. Die Mündungsachse verläuft durch die Mitte der Kammern. Die Randwinkel sind daher beiderseits gleich (119°). c *Pulvinudina menardii* von der Dorsalseite; die Mündung liegt ventral von *M*, wo die Mündungsachse durch die gestrichelte Linie angegeben ist, der größere Randwinkel (90°) liegt dicht bei der Mündungsachse, der kleinere (60°) am weitesten von ihr entfernt. d *Cristellaria crepidula*. Der Randwinkel bei der Mündungsachse beträgt 90°, der am weitesten von ihr abliegende 50°. e *Reophax nodulosa*. Brady. a von Außen äußerer relativer Randwinkel (120°), b im Längsschliff absoluter Randwinkel (50°). (Nach Rhumbler.)

schaften darbieten oder doch gegebenenfalls darbieten können, kann nicht bezweifelt werden, wenn man berücksichtigt, daß gerade bei der Bildung von festeren Zellhüllen örtlich und oft in regelmäßigster Abwechslung die verschiedensten Differenzierungen aus dem Plasma hervorgehehen. Es sei hier an die früher erwähnte streifige Struktur der „Cuticula" bei Euglenen und der „Pellicula" bei vielen Ciliateninfusorien erinnert, sowie speziell bei den Foraminiferen an die Tatsache, daß bei den perforaten Kalkschalen die Poren bei den einzelnen Formen eine sehr verschiedene Anordnung zeigen, daß bei manchen gewisse Schalenstellen gesetzmäßig frei von Poren sind, während sich bei anderen an bestimmten Stellen dichte Anhäufungen von Porenkanälen finden. Ebenso spricht für zeitliche Anomogenität des Plasmakörpers die regelmäßige Abwechslung von kalkreichen und kalkfreien Schichten der Schalenwand. Wir werden später bei Besprechung der Skelettbildungen vielzelliger Tiere noch eine Fülle von hierher gehörigen Beispielen kennen lernen. In allen diesen Fällen erscheinen die Anomogenitäten der Zelloberfläche örtlich oder in ihrer zeitlichen Aufeinanderfolge sozusagen fixiert. Es kann aber nicht bezweifelt werden, daß sie zur Zeit der Bildung der betreffenden Abscheidungen oder Plasmadifferenzierungen auch schon in der flüssigen Oberflächenschicht des Plasmas vorhanden waren. Es müssen daher in dem letzteren Bedingungen gegeben sein, welche es ermöglichen, daß trotz des flüssigen Aggregatzustandes lokale Differenzen chemischer und physikalischer Natur entstehen, und vor allem daß sie sich längere Zeit unverändert erhalten können. Schreibt man der lebenden Substanz im Sinne Bütschlis eine wabige oder Schaumstruktur zu, so läßt sich ein solches Verhalten unschwer erklären, denn es steht nichts im Wege, die chemische Zusammensetzung des Inhaltes verschiedener, selbst unmittelbar benachbarter Wabenräume als ganz verschieden anzusehen, worauf auch schon Hofmeister hingewiesen hat, indem er die Tatsache, daß in manchen Zellen eine große Zahl ganz verschiedener chemischer Prozesse nebeneinander herlaufen, mit der Wabenstruktur des Plasmas in Beziehung brachte. Dazu kommt noch, daß die Schaumwände der lebenden Zellsubstanz kolloïdaler Natur sind. „Kolloïde diffundieren innerhalb anderer Kolloïde nur äußerst schwer, oder praktisch gar nicht. Es ist also durchaus physikalisch möglich, daß beliebig viel durch lokal differenten Chemismus entstandene Anomogenitäten schon während des Wachstums der lebenden Substanz in den Wabenwänden erzeugt und aufrecht erhalten werden" (Rhumbler). „Da nun unter sonst gleichen Umständen die Oberflächenspannung von der chemischen Natur der flüssigen Substanz abhängig ist, so müssen mit den chemischen Anomogenitäten zweiter Instanz auch solche in den Oberflächenspannungen einhergehen und wenn die ersteren längere Zeit hindurch oder sogar dauernd Bestand bewahren können, so müssen es auch die letzteren" (Rhumbler). Man sieht, wie fruchtbar auch in dieser Beziehung die Bütschlische Wabenlehre sich erweist.

Dürfen wir also annehmen, daß die Schaumspannung der lebenden Substanz an verschiedenen Zellstellen dauernd oder vorübergehend ganz verschieden sein kann, so findet die Tatsache, daß bei Foraminiferenschalen mit exzentrischer Mündungsachse die Randwinkel nur gruppenweise gleich sind, ihre ganz einfache Erklärung darin, daß eben nur homologe Randwinkel jeweils von der gleichen

Sarkodepartie erzeugt werden. In der beistehenden Figur nach RHUMBLER ist die Anomogenität der Sarkode durch verschiedene Musterung derselben in den drei letzten Kammern wiedergegeben (Fig. 64). Als wahrscheinliche Ursache dafür, daß der größere Randwinkel immer zunächst der Kammermündung gelegen ist, ist RHUMBLER geneigt, eine größere Kohäsion des Mündungsplasmas anzunehmen, welches in erster Linie der Pseudopodienbildung dient, deren Achsenplasma tatsächlich eine zähe gallertige Beschaffenheit besitzt. Je größer aber die Kohäsion (Zähigkeit) einer Flüssigkeit ist, desto größer ist ihr Randwinkel zu einer bestimmten Wandart. Aber nicht nur die Konstanz homologer Randwinkel findet in der Anomogenität der Oberflächenspannung eine befriedigende Erklärung, sondern auch die so wechselnden Formen der einzelnen Kammern bei verschiedenen Species von Foraminiferen, die mannigfachen aber in jedem einzelnen Falle spezifischen Abweichungen von der Kugelgestalt, welche eine Flüssigkeit von homogener Beschaffenheit und allerorts gleicher Spannung in einem nachgiebigen Medium unter allen Umständen annehmen müßte, werden unter derselben Voraussetzung ohne weiteres verständlich. „Die lebenden Zelloberflächen sind nicht denkbar klein, wie die Grenzflächen eines gleichmäßig strukturierten Schaumes, sondern sie sind nur so klein, als sie unter den gegebenen, örtlich verschiedenen physikalischen Bedingungen sein können.“ So kann, wenn an einer Stelle der Oberfläche der nach innen gerichtete Zug stärker ist als an einer anderen, dort eine Delle, an anderer Stelle dagegen eine Ausbauchung entstehen usw. Man sieht, daß auch für die Beurteilung der sehr wechselnden und teilweise äußerst komplizierten Oberflächengestaltung frei oder auch im Gewebsverbande lebender Zellen die BÜTSCHLIsche Lehre und die dadurch ermöglichte Annahme einer anomogenen Oberflächenspannung im Sinne ROUXs von größter Bedeutung ist.

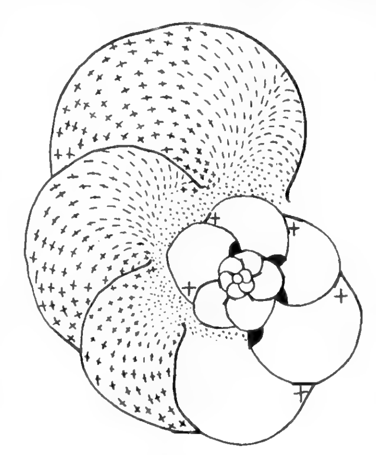


Fig. 64. Schema. Soll die Erzeugung verschieden großer Randwinkel durch die anomogen strukturierteSarkode einer *Pulvinulina* veranschaulichen. Die Anomogenität ist durch verschiedene Musterung derselben in den drei letzten Kammern wiedergegeben. Der punktierte Sarkodeteil (das jeweils der Mündung zunächstliegende Mündungsplasma) erzeugt einen Winkel von 90° (schwarze Winkel), der durch Kreuzstichzeichnung veranschaulichte Sarkodeteil einen kleineren Randwinkel von nur 60° (Winkel mit Kreuz). (Nach RHUMBLER.)

Außer dieser letzteren und der darauf zurückzuführenden Gleichheit der homologen Randwinkel kommt für die Schalenbildung bei den Foraminiferen auch noch die Gestalt der Flußfläche, d. h. „derjenigen älteren Schalenfläche in Betracht, welche von der vorquellenden Sarkode berührt, sozusagen als „Flußbett“ benützt wird sowie die Lage der als Ausflußöffnung dienenden Schalenmündung. Von da aus „wählt das anomogen gespannte kammerbildende Plasma seine Flußfläche stets so, daß seine konstanten Randwinkel

sich auf denjenigen Schalenflächen vorschieben, die unter steter Beibehaltung der Randwinkel mit dem geringsten Oberflächenaufwand (relative Minimaloberflächen Driesch) überflossen werden können" (Rhumbler). Fast ausnahmslos handelt es sich um gekrümmte, seltener um winklig aneinander stoßende Wandflächen, über welche das kammerbildende Plasma sich ergießt. Es läßt sich nun leicht zeigen, daß, wenn eine Flüssigkeitsschicht von konstanter Höhe mit einem bestimmte Randwinkel (β) auf einer ebenen Fläche vorfließt (Fig. 65a, b) genau so viel Oberfläche (*mn* gestrichelt) zugelegt werden muß als der Strecke (*MN*) entspricht, um die der

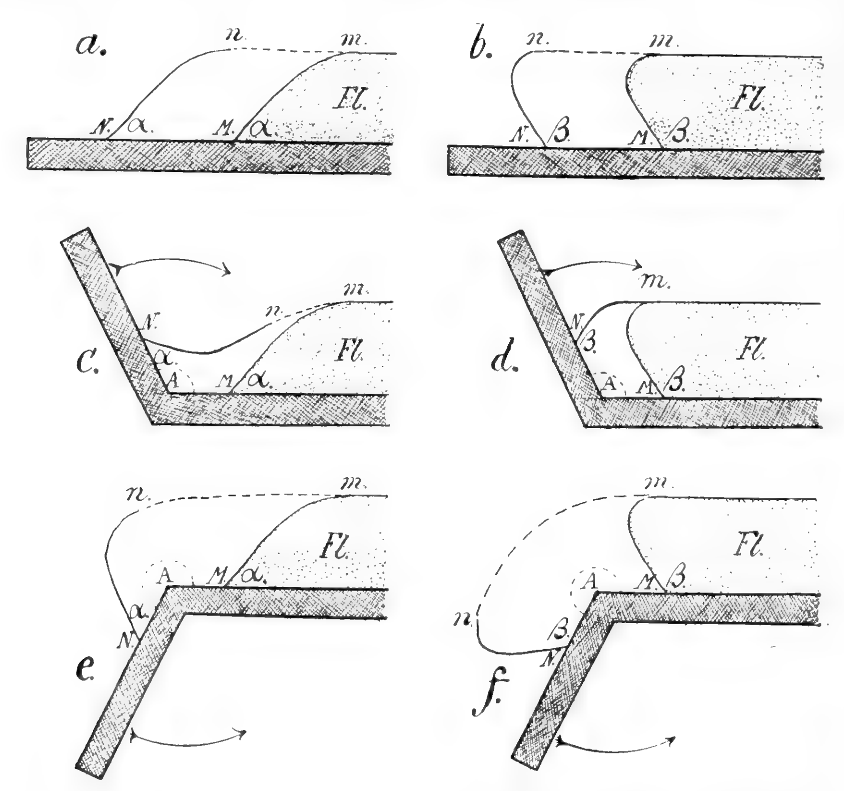


Fig. 65. Schema, welches den Oberflächenaufwand (*mn*) illustrieren soll, den ein Flüssigkeitsrand von bestimmter Höhe auf verschieden gestalteten Flußflächen beansprucht, wenn er um dieselbe Strecke (*MN*) vorwärtskommen soll. Der Oberflächenaufwand (*mn*) ist sehr verschieden, je nachdem, ob die Flußfläche grade oder winkelig geknickt ist. (A = Knickungswinkel) und je nach dem der Randwinkel (α, β) größer oder kleiner als 90° ist. ($\alpha < 90°$, $\beta > 90°$.) *Fl* die mit konstanter Höhe vordringende Flüssigkeit. (Nach Rhumbler.)

Randwinkel auf der Flußfläche verrückt und zwar gilt das für einen spitzen Randwinkel (α) ebensowohl wie für einen stumpfen (β) ($mn = MN$).

Dagegen ist für gleiches *MN* der Oberflächenzusatz viel kleiner, wenn die Flußfläche nach oben winkelig geknickt ist. Verschieben wir jetzt wieder den Scheitelpunkt des Randwinkels (α, β in Fig. c und d) um dieselbe Strecke *MN*, sodaß der Winkelpunkt *A*

in der Mitte liegt, so sehen wir sofort, daß bei diesem Vorrücken über den Scheitelpunkt A hinaus jetzt weniger Flüssigkeitsoberfläche zugelegt werden muß als im vorigen Falle. Bei stumpfen Randwinkel (β in d) ist eine Oberflächenzunahme überhaupt nicht erfolgt (die gestrichelte Strecke mn fehlt). Es ist sogar Oberfläche einkassiert worden, denn mN ist kleiner als mM. Dagegen ist umgekehrt der Oberflächenaufwand am größten, wenn die Flüssigkeit über eine Absturzkante fließt (Fig. 65e f).

Es gelten daher folgende Sätze:

1) „Ein Flüssigkeitsrand breitet sich auf winklig aneinander stoßenden Flächen unter sonst gleichen Umständen umso leichter (d. h. mit umso geringerer Oberflächenzulage) aus, je kleiner die Schnittwinkel der betreffenden Ebenen sind.“

2) „Ist der Schnittwinkel der berührten Ebenen $<$ als 180° (also ein Aufstiegswinkel) so dringt ein Randwinkel auf der aufsteigenden Fläche um so leichter vor, je größer er ist.“

3) „Ist dagegen der Schnittwinkel der berührten Ebenen $>$ als 180° (Absturzwinkel), so dringt ein Randwinkel auf der Absturzfläche um so leichter vor, je kleiner er ist.“

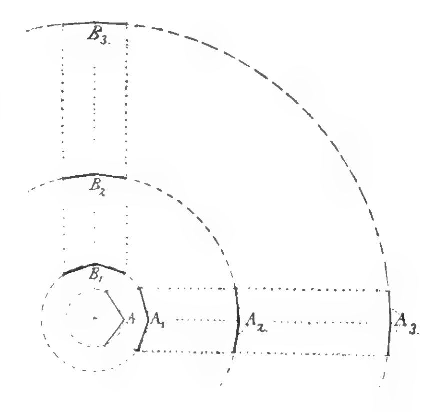


Fig. 66. Schema, welches zeigen soll, daß eine konkave Krümmung (B_1—B_3) aus Elementarflächen dargestellt werden kann, die sich mit umso kleineren Aufstiegwinkeln schneiden, je konkaver die Krümmung ist, und daß andererseits konvexe Krümmungen (A — A_3) durch Elementarflächen darstellbar sind, die sich mit umso größeren Abfallwinkeln schneiden, je konvexer die Krümmung ist. (Nach Rhumbler.)

Da nun die Wände der Foraminiferenschalen als von Flüssigkeiten gebildete Minimalflacben durchweg gekrümmt sind, so muß auf diesen Punkt noch besonders Rücksicht genommen werden. Selbstverständlich gelten die obigen Sätze auch für solche konvexe oder konkave Flächen. Wie das Schema (Fig. 66) sofort erkennen läßt, nimmt der Absturzwinkel gleichlanger Elementarsehnen (A, A_1, A_2, A_3) eines Kugelkreises mit der Größe des Krümmungsradius der Kugel ab, während umgekehrt die Aufstiegwinkel an der Innenseite der konzentrischen Kugelschalen um so $>$ werden, je $>$ der Krümmungsradius der Kugel ist. Es wird sich daher auch der Randwinkel eines Flüssigkeitsrandes um so schwerer auf einer konvex gekrümmten Fläche verschieben, je stärker die Convexität d. h. je kleiner der Krümmungsradius ist, während umgekehrt die Ausbreitung auf einer konkaven Fläche

bei zunehmender Konkavität erleichtert wird und um so schwerer erfolgt, je > der Krümmungsradius der Koncavität ist. Jede konkave Flußfläche wird daher vom kammerbauenden Plasma immer leicht beschritten werden, sie wird sozusagen eine Anziehungskraft auf dasselbe ausüben, während konvexe Flächen (Wülste und Ränder) umso schwerer überflossen werden, je > der Absturzwinkel ist.

β) Spezielle Beispiele.

Mit diesen theoretisch abgeleiteten Sätzen stimmt nun, wie Rhumbler gezeigt hat, der Kammerbau der Foraminiferen vollkommeu überein, und liegt darin ein weiterer schlagender Beweis dafür, daß derselbe durchwegs von den Flüssigkeitsgesetzen beherrscht wird. Einige Beispiele mögen zur Veranschaulichung dieser Tatsache dienen. Wählen wir zunächst einen ganz einfachen Fall, die zylindrische *Nodobacularia* oder *Nodosaria consobrina* (Fig. 67a u. b). Der Absturzwinkel am Mündungsrand ist hier so groß (255° und 260°), daß die Sarkode nicht über denselben hinwegfließt, sondern sich bei jeder neuen Kammerbildung über den Mündungsrändern zylindrisch aufbaut. Auch aus einem überfüllten Gefäß fließt eine Flüssigkeit erst dann über, wenn die Oberfläche desselben sich über das Niveau der Gefäßränder empor und hinübergewölbt hat. Diese für gewöhnlich wenig auffällige Erscheinung macht sich in überraschender Weise bemerkbar, wenn man die Schwerkraft, die sonst das Ueberfließen beschleunigt, ausschließt, indem man aus einer spitzen senkrecht abgeschliffenen Pipette Oel in Alkohol von gleichem spezifischen Gewicht langsam ausfließen läßt. Das vorfließende Oel türmt sich zu einer langgestreckten Perle auf, ehe es den abgeschliffenen Rand der Pipette überfließt. Auch die Kammeranlage bei Foraminifereren geschieht offenbar ganz unabhängig von der Schwerkraftswirkung, was hauptsächlich auf die Aehnlichkeit der spezifischen Gewichte von Plasma und Meerwasser zurückzuführen sein dürfte (Rhumbler, 69, p. 250, Fußnote).

Ein sehr instruktives Beispiel liefert auch *Discorbina polystomelloïdes* (Fig. 67 1 u. 2). Hier liegt die Ausflußöffnung (Mündung der Endkammer) am Grunde einer Hohlkehle, deren Wände demnach Aufstiegsflächen darstellen, denen entlang die Sarkode fließt, bis die Hohlkehle ausgefüllt ist; die Ränder werden nicht überschritten, obschon der Weg zu den der Mündung zunächst gelegenen Randpartien viel kürzer ist, als der, den das Plasma zur Ausfüllung der ganzen Hohlkehle (bis *a*) zurückzulegen hat. Jede neugebildete Kammer muß sich daher notwendig in der Hohlkehle der nächstvorhergehenden anlegen.

Gewissermaßen ein Gegenstück zu diesem Falle liefert die Schale von *Cristellaria reniformis* (Fig. 67, 3, 4), bei welcher die Mündung der letzten Kammer nicht in der Tiefe einer Hohlkehle liegt, sondern ganz nahe dem oberen Rande des Schalenrandes, so daß das Plasma bei der Kammerbildung nicht wie bei *Discorbina* aus der Tiefe einer Mulde emporquillt, sondern gewissermaßen von der Spitze eines Berges mit verschieden steil abfallenden Hängen herabfließen muß. Wie die Fig 67 unmittelbar erkennen läßt, stehen dem vorquellenden Plasma 3 Wege offen, die sämtlich Absturzflächen darstellen, nämlich die beiden

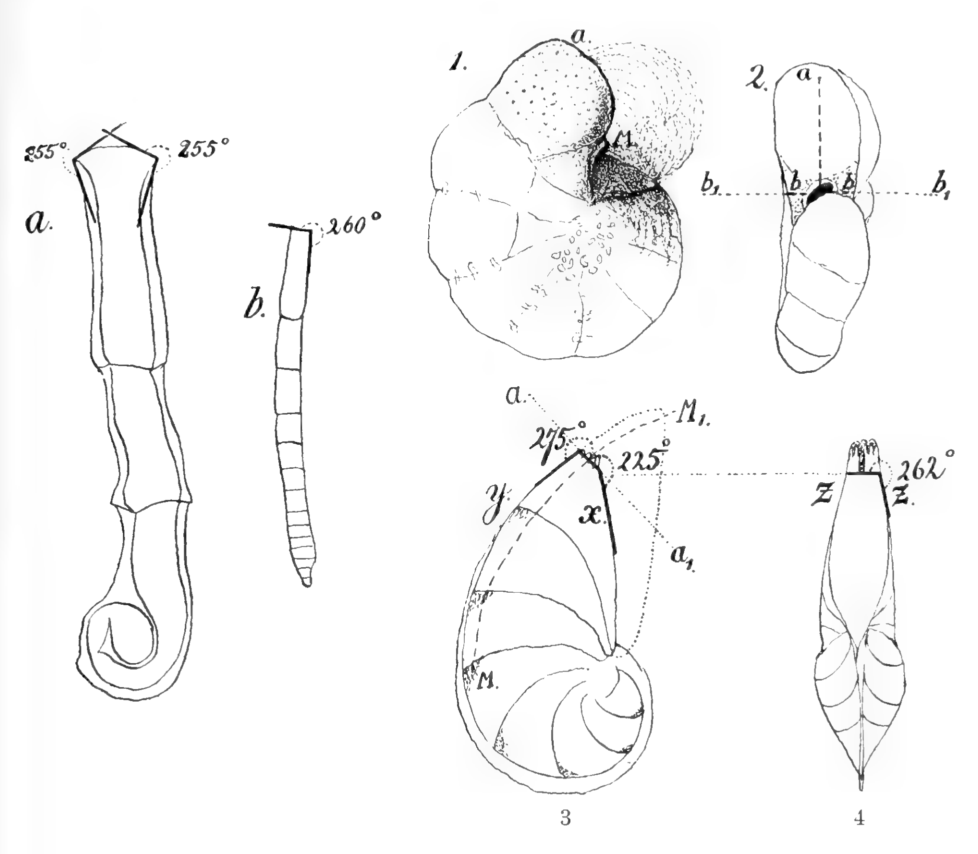


Fig. 67. a *Nodobacularia* sp. n. b *Nodosaria consobrina* (D'ORB.)
1 und 2. *Discorbina polystomelloides*. Vergr. $^{24}/_{1}$. Die während der Kammerbildung aus der Mündung *M* vorquellende Sarkode ist schematisch eingetragen. Sie füllt die Hohlkehle, in der *M* liegt, aus und schiebt ihren Rand bis (*a*) hin vor, obgleich sie den seitlichen Rand (*b*) der Hohlkehle viel früher als die Stelle (*a*) erreicht, weil sie an keiner Stelle den Hohlkehlenrand überfließen kann, so lange die Hohlkehle nicht überall ausgefüllt ist. 2 zeigt in einer Frontansicht, wohin der Sarkoderand von *b* aus gelangt sein müßte, nämlich b_1 b_1, wenn er sich in der Richtung *b* ebensoweit wie die Richtung *a* bewegt hätte. (Nach RHUMBLER.)
Cristellaria reniformis (D'ORB.) 3 von der Seite. 4 von vorne MM_1 = Mündungsachse.

Seitenflächen (*zz*) der Schale mit einem Absturzwinkel von 262°, der Dorsalfläche (*y*) mit einem solchen von 275° und endlich der Ventralfläche (*x*), die am wenigsten steil (225°) von der Ausgangsebene (aa_1), die man sich durch die etwas schräg, nabelwärts abfallende Ausflußöffnung gelegt denken kann, abfällt. Man sieht, daß hier die Sarkode erhebliche Schwierigkeiten finden wird, überhaupt abzufließen, und in der Tat bleibt der Teil derselben, dem ein größerer Randwinkel entspricht (infolge der im gegebenen Falle anomogenen Schaumspannung), an der Mündung liegen, während das übrige Plasma mit seinem kleineren Randwinkel über die Ventralebene als der am wenigsten steil abstürzenden sich ergießt und die Seitenflächen sowie die Dorsalfläche gänzlich frei läßt, also durchaus der Theorie entsprechend.

Endlich mag noch die Kammerbildung einer Foraminiferenform besprochen werden, bei welcher die Anordnung der zahlreichen Kammern eine völlig verschiedene ist. Es handelt sich um die kreisscheibenförmigen, flachen, zyklisch wachsenden Arten der Gattung *Orbitolites*, deren später gebildete Kammern sich in konzentrischen Kreisen um die Embryonalkammer (Megalosphäre) und die ihr zunächst folgenden Kammern ordnen (Fig. 68α). Wie bei anderen Foraminiferen auch sind die jüngeren Kammern immer größer als die nächstvorhergehenden älteren. Jede einzelne Ringkammer ist nun wieder durch Scheidewände in zahlreiche Sekundärkämmerchen abgeteilt, die in aufeinanderfolgenden Ringen immer alternierend stehen. Wie Fig. 68β erkennen läßt, sind die Kämmerchen desselben Ringes durch einen zirkulären Verbindungskanal (*c*) in Zusammenhang und münden am Schalenrand mit besonderen Porenkanälen *Rp* nach außen, von denen sich in jedem Kämmerchen 2 befinden (Randporen). Wenn diese Randporen von einer neuen Schicht von Kämmerchen überdeckt werden, stellen sie radiäre Verbindungen der Kammern von Ring zu Ring vor. Kommt es nun zur Bildung einer neuen Kreisschicht von Kämmerchen, so quillt die Sarkode aus den beiden radialen etwas schräg nach außen gerichteten Randporen hervor, welche letztere bei *Orbitolites duplex* in kleinen konkaven Dellen der sonst konvexen Randwände liegen (Fig. 68α). Diese Näpfchen werden beim Vorquellen der Sarkode natürlich zunächst ausgefüllt, worauf sich das Plasma über jedem solchen Näpfchen kuppenförmig aufwölbt, da es Schwierigkeiten findet, den konvexen Rand zu überfließen. Ist dies endlich infolge des durch die Vorwölbung erzielten Oberflächengewinnes geschehen, so gelangt das Plasma oben und unten an die noch viel stärker konvex gekrümmten seitlichen Schalenkanten (Fig. 68α 3), die es nun nicht überfließt, da hierzu ein so großer Oberflächenaufwand gehört (Fig. 68α 4 OO_1), daß vorerst jede andere Möglichkeit der Ausbreitung ausgeschlossen sein müßte. Nun kann sich aber, wie die Fig. 68α 4 zeigt, das Plasma nach der Mitte hin von oben und unten her mit verhältnismäßig geringem Oberflächenaufwand vorschieben (für dieselbe Längenstrecke der Fig. 68α 4 O_2O_3). „Da nun das gleiche für die beiden Sarkodepartien gilt, die nebeneinander aus den beiden Randporen austreten, so werden diese Sarkodepartien jetzt in der Mitte des Schalenrandes zusammenstoßen und können nun miteinander verschmelzen.“ Es entsteht so ein in der Höhenrichtung der ganzen Schale langgestreckter Sarkodewulst von der Form der späteren Kammer. Fließt nun noch weiter Sarkode aus, so überschreitet sie niemals die sehr starke Konvexität der oberen resp. unteren Schalenkante, etwa die beiden Flächen des münzenförmigen Gehäuses überflutend, sondern sie breitet sich immer in tangentialer Richtung auf dem etwas gelappten Scheibenrande aus, dessen Konvexität selbst dann noch viel geringer sein würde als die der Schalenkanten, wenn die schon erwähnten kleinen Eindellungen an den Stellen, wo die Radiärwände der Kämmerchen stehen, nicht vorhanden wären (Fig. 68β).

„In diese konkaven Einsenkungen öffnen sich die Randporenpaare der jeweils hier aneinanderstoßenden Kämmerchen des letzten Ringes der Schale (cf. die Pfeilchen Fig. 68 bei I). In diese leicht auszufüllenden Einsenkungen werden also die länglich gestreckten Sarkodewülste eintreten, die wir vorhin auf dem Radiärschnitt aus

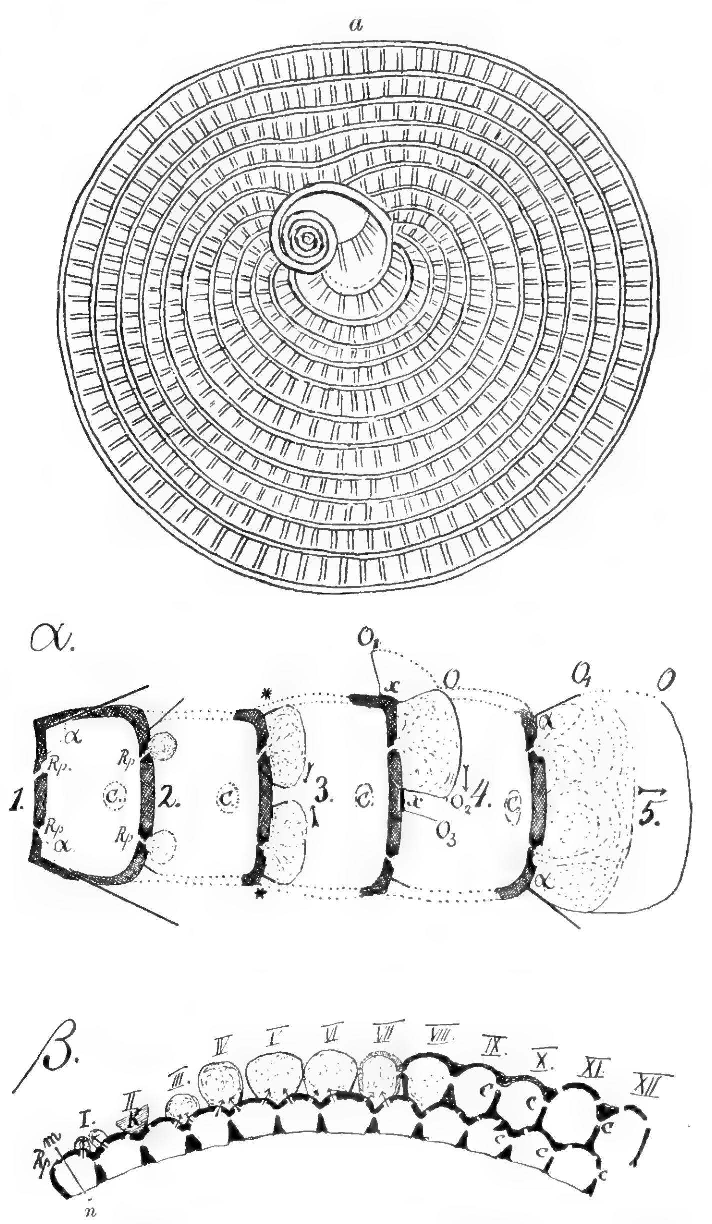


Fig. 68. *a Orbitolites tenuissima* (CARP.). Flächenansicht etwas schematisiert. α und β. Schematische Darstellung der Kämmerchenbildung bei *Orbitolites*. α auf einem Radiärschnit, β auf einem Flächenschnitt der Schalenscheibe dargestellt; α entspricht einem Schnitt in der Richtung *mn* in β. (Nach RHUMBLER.)

jedem Randporenpaare austreten sahen (β I) und es wird auch hier wieder eine Verschmelzung der Sarkode eintreten, so daß aus je 2 vorgequollenen Sarkodewülsten ein dickerer neuer wird, der die Sarkode des späteren Kämmerchens repräsentiert (III). Unter weiterem

Vorquellen der Sarkode hebt sich die zusammengeflossene Masse aus der Konkavität empor und gelangt nach einiger Zeit aus der Vertiefung auf die Gipfelpunkte der Erhebungen, wo dann der Randwinkel der Sarkode stehen bleiben muß, weil ein Uebertreten der Flüssigkeit aus dem diesseitigen Tal über den Berggipfel hinweg, wobei die Konvexität des Berggipfels überwunden werden müßte, außerordentlich viel Oberflächenvergrößerung verlangen würde. Da nun aus jedem Tal Sarkode aufsteigt und auf dem Berggipfel Halt macht, so müssen nun auch hier die Sarkodemassen je zweier benachbarter Täler zusammenstoßen (Fig. 68 V—VII). Die Sarkodepartien sind aber jetzt — vielleicht weil sie auf ihrer Oberfläche schon mit der Abscheidung der Schalensubstanz beginnen — weniger zu gegenseitiger Verschmelzung geneigt, als bei dem früheren Zusammenfließen der demselben Tal zugehörigen Plasmapartien, sie verschmelzen normalerweise nur an denjenigen Punkten, an denen sie sich zuerst berühren und führen so zur Ausbildung der zirkulären Verbindungskanäle zwischen den Kammern desselben Kammerringes." Sollte sich die Sarkode nun noch weiter auf der älteren Schalenwand ausbreiten, so könnte dies nur geschehen, wenn die Randkanten überflossen würden, was sehr viel Oberflächenzulage beanspruchen würde. Es geschieht dies daher normalerweise niemals und es greifen daher bei *Orbitolites* die neuen Kammerränder nicht wie bei sogenannten involuten Foraminiferen (die keine so stark konvexen Hemmnisse besitzen) über die früheren Kammern hinüber, sondern eine Schicht von Kammern setzt sich wie eine Reihe Mauersteine auf die nächste auf, so daß die scheibenförmige Gestalt gewahrt bleibt, deren erste Ursache in der zweiseitigen Abplattung der Embryonalkammer zurückliegt (Rhumbler).

Rhumbler führt noch eine ganze Anzahl anderer Fälle an, „die sämtlich auf das deutlichste erkennen lassen, daß das kammerbauende Plasma von der Schalenmündung aus über diejenigen Ebenen (Krümmungsflächen oder geknickte Flächen) hinfließt, auf denen es am leichtesten, d. h. unter denkbar geringster Vergrößerung der eigenen Oberfläche, die von seiner Anomogenität geforderten Randwinkel vorschieben kann" (Rhumbler). Dies gilt nicht nur für den normalen Schalenbau, sondern auch bei der Regeneration verletzter Gehäuse. Es kommt daher durchaus nicht zu einer einfachen Ergänzung der ursprünglichen Schalenform durch entsprechende Ausfüllung der Lücke, sondern es entstehen vielfach ganz neue Kammerformen bzw. Kammeranordnungen, „die sich aber unter exakter Berücksichtigung der jeweils vorliegenden Bruchränder mit großer Bestimmtheit im voraus auf Grund der namhaft gemachten Faktoren angeben bzw. nach ihrem Aufbau als notwendig nachweisen lassen" (Rhumbler). Wenn es als ein Prüfstein für die Richtigkeit einer theoretischen Auffassung gelten darf, daß man auf Grund derselben imstande ist, Erscheinungen vorauszusagen, die sich dann nachträglich als der Theorie wirklich entsprechend erweisen, dann darf man wohl sagen, daß die Rhumblersche Theorie der Schalenbildung bei Foraminiferen die Probe bestanden hat.

Eine sehr interessante und wichtige Bestätigung derselben liegt in dem Verhalten der Randwinkel der äußeren Schalenverzierungen (Stachel, Dornen, scharfe Kanten und

Ecken), wie sie bei manchen Foraminiferen vorkommen. Es wurde oben schon ausgeführt, daß die Größe der Randwinkel nicht nur von der Beschaffenheit der Sarkode und der festen Wand abhängig ist, über welche sie hinfließt, sondern auch von dem beide umgebenden flüssigen Medium, dem Seewasser, von welch letzterem wir bei den weiteren Betrachtungen als einer unveränderlichen Konstanten absehen dürfen. Nun werden aber, wie auch schon erwähnt wurde, die Schalenverdickungen und sonstigen äußeren sekundären Auflagerungen (Skulpturen) unter einer Sarkodehülle abgeschieden, die die primäre Schalenwand äußerlich umgibt (Fig. 69a). Es kommen daher alle diese inneren Plasmaprodukte mit dem Meerwasser, welches bei der Abscheidung des primären Schalenhäutchens mithalf, gar nicht mehr in Berührung und können daher auch nicht die gleichen Randwinkel haben. Für sie ist ja das äußere Medium das umhüllende Plasma. Aus diesem Grunde sollen bei der Messung der Randwinkel eigentlich immer nur die Tangenten der innersten Wandschichten als Schenkel der Randwinkel benützt werden. Doch kommt dies bei gleichmäßiger Schalenverdickung nicht

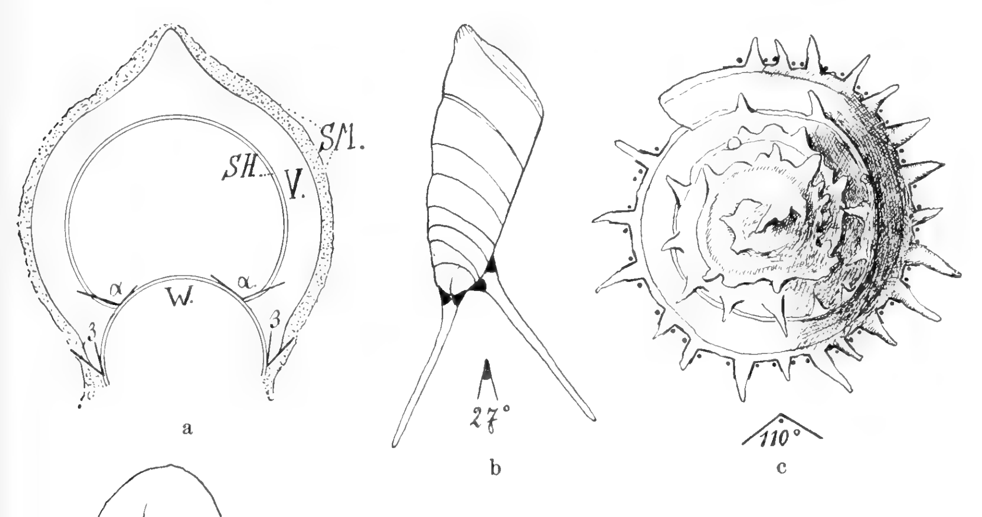


Fig. 69. Theoretisches Schema, soll zeigen, daß die sekundäre Wandverdickung (*V*) unter der Decke eines äußeren Sarkodemantels (*SM*) abgeschieden wird und darum einen anderen Randwinkel (β) besitzen kann, als das zuerst abgeschiedene innere Schalenhäutchen (*SH*), welches in direkter Berührung mit dem Meerwasser (da damals *V* und *SH* noch nicht da waren) einen anderen Randwinkel (α) auf die berührte Wand *W* der älteren Kammer aufsetzte.

b *Vaginulina spinigera* (BRADY). Die Dornen setzen sich mit ihren Rändern unter einem gleichen Randwinkel (ca. 27°) der Schalenwand auf.

c *Spirillina spinigera.* Man erkennt, daß die Dornen sich mit gleichem Randwinkel auf den Schalenrand aufsetzen müssen, denn ihre Supplementwinkel sind gleich (110°).

d *Virgulina subsquamosa.* Hier sind die homologen Randwinkel der späteren Kammern 34° bezw. 28°, während die erste (jedenfalls bereits im Mutterkörpsr abgeschiedene) Kammer Randwinkel von 50 und 70° aufweist. (Nach RHUMBLER.)

so sehr in Betracht, da sich ja in solchen Fällen die Gleichheit des Randwinkels naturgemäß auch auf dem äußeren Kontur ausprägt. Ganz anders verhält sich dies aber, wenn die sekundär aufgelagerten Schichten zu ungleichmäßiger Wandverdickung geführt haben (Fig. 69b, c). Die Beobachtung lehrt nun, daß auch diese äußeren Schalenverzierungen wieder mit konstanten, unter sich gleichen, aber von den inneren verschiedenen Randwinkeln an die Wandflächen stoßen. Daraus ergibt sich aber die wichtige Folgerung, „daß auch diese sekundären Wandauflagerungen wahrscheinlicherweise als eine ursprünglich flüssige, wenn auch eventuell zähflüssige, erst allmählich erstarrende Masse abgeschieden werden, die sich gegen den umhüllenden Sarkodemantel mit einer eigenen Oberfläche absetzt und nun zu der berührten Wand (Oberflächenhäutchen) in dem umgebenden flüssigen Medium (Sarkode) wiederum konstante Randwinkel erzeugt“ (Rhumbler). Darin ist nun zugleich eine Erklärung für solche Fälle gegeben, wo den ältesten Erstlingskammern einer Schale besondere Randwinkel zukommen, deren Größe von denen der später gebildeten Kammern abweicht. Es wird dies immer dann der Fall sein müssen, wenn ein Foraminiferenembryo noch im Innern des Mutterkörpers, umhüllt von der Sarkode desselben, seine ersten Kammern bildet (Fig. 69d). Man vergleiche auch den interessanten Erklärungsversuch der Entstehung der langen Schwebestacheln sowie des hexagonalen Gitterwerkes an der Schalenoberfläche von *Globigerinen* (*Orbulinen*) (Rhumbler, 66, p. 153ff.).

Wenn man die ausgedehnten Arbeiten Rhumblers über Schalenbildung bei Foraminiferen studiert, aus deren überreichem Inhalt hier nur das allerwesentlichste mitgeteilt werden konnte, so wird man immer wieder aufs neue überrascht sein durch die Einfachkeit, mit der sich die so komplizierten und mannigfaltigen Gestaltungen, wie sie jene Gehäuse darbieten, auf die Gesetze der Flüssigkeitsmechanik zurückführen lassen. Im Grunde ist dies freilich nicht gar so merkwürdig, denn die Einfachheit des Mechanismus legt, wie Rhumbler sehr richtig bemerkt, „der chemisch-intimen Struktur der lebenden Substanz keinerlei Schranken auf und, was fast noch wichtiger ist, es funktioniert ein Mechanismus ganz allgemein um so besser, je einfacher er ist“ (Rhumbler). Sieht man von der Annahme anomogener Oberflächenspannungen der in Frage kommenden Plasmaarten und überhaupt von deren vererbbarer spezifischer Konstitution ab, die ja offenbar nicht sowohl in physikalischen Verschiedenheiten gesucht werden kann, sondern vielmehr auf Unterschieden der chemischen Struktur beruht, so sind es lediglich die Gesetze der Oberflächenspannung und der Kapillarität, auf welche sich die Rhumblersche Theorie und seine sämtlichen Versuche stützen, und man wird zugeben müssen, daß gerade die große Einfachheit jener mechanischen Analysen ihre große Ueberzeugungskraft bedingt und uns berechtigt, sie für den wahren Ausdruck des physikalischen Geschehens bei dem Aufbau jener Protistengehäuse zu halten. Selbstverständlich handelt es sich bei allen Versuchen künstlicher Nachbildung der Foraminiferenschalen lediglich um physikalische Analogien, wie ja auch die mikroskopischen Oelseifenschäume von Bütschli nur in physikalischer, nicht aber in chemischer Hinsicht lebendigem Plasma vergleichbar sind, und wenn auch voll und ganz anerkannt werden

muß, daß mit den Versuchen und Betrachtungen von Rhumbler ein großer und wichtiger Schritt zu einem wirklichen kausalen Verständnis der Bildung und der Form der Foraminiferenschalen getan ist, so steht doch andererseits das große Rätsel der anomogenen vererbbaren chemischen Struktur der lebenden Substanzen noch immer ungelöst vor uns. Immer bleibt, um mit Roux zu sprechen, das die Gestalt einer Zelle und natürlich auch die Form und sonstige Beschaffenheit der von ihr erzeugten Produkte Beherrschende, die Individualität der Zelle. So ist auch im vorliegenden Falle nicht die einfache physikalische Tatsache der Oberflächenspannung homogener Flüssigkeiten an sich imstande, die Formenmannigfaltigkeit der Foraminiferenschalen zu erklären, sondern wir sehen uns außerdem zu der Annahme einer individuell verschiedenen anomogenen Spannung der Zelloberflächen gezwungen, die wir zurzeit auf ihre eigentlichen Ursachen nicht zurückzuführen imstande sind. Man darf diese naturgemäße, in der uns unbekannten chemischen Konstitution der lebenden Substanzen begründete Beschränkung unseres derzeitigen Wissens nie aus dem Auge verlieren, wenn es sich darum handelt, eine physiologische Tatsache wirklich zu erklären, d. h. auf Physik und Chemie zurückzuführen. Die Physiologie hat heute vielleicht mehr wie je Veranlassung, bescheiden zu sein, indem das Endziel aller physiologischen Forschung, dem man vor nicht allzu langer Zeit schon recht nahe zu sein glaubte, in immer weitere Fernen rückt, je tieferen Einblick wir in das Getriebe der lebenden Substanzen gewinnen. Gerade deshalb ist aber auch jeder wirkliche Fortschritt, jeder gelungene Versuch, eine Lebenserscheinung wenigstens nach irgendeiner Seite hin befriedigend zu „erklären“, mit um so größerer Freude zu begrüßen. Ich glaube, daß die im vorstehenden mitgeteilten Tatsachen wohl genügen dürften, um die Behauptung zu rechtfertigen, daß die Arbeiten Bütschlis über Schaumstrukturen und im Anschluß an dieselben Rhumblers Untersuchungen über Foraminiferengehäuse wirklich solche Fortschritte physiologischer Erkenntnis bedeuten.

γ) Sekretion und Resorption der Schalensubstanz.

Verhältnismäßig wenig wissen wir noch über den eigentlichen Sekretionsvorgang bei der Bildung der Schalen. Bekanntlich findet die Anlage einer Neukammer bei den schalenbildenden Rhizopoden nicht in allmählichem Wachstum statt, sondern sie wird mit einem Male durch ein plötzliches Vorfließen der Körpersarkode durch die Endmündung veranlaßt. Da bei diesem Vorgang innere Schalenwohnräume nicht leer werden, sich also das Plasma nicht etwa aus den hinteren Kammern zurückzieht, wenn es aus der Mündung hervortritt, so muß das Vorfließen mit einer raschen Volumvergrößerung des Weichkörpers verbunden sein, von der ganz ausgeschlossen ist, daß sie durch beschleunigte Quantitätszunahme der plasmatischen Bestandteile des Weichkörpers, also durch eine plötzliche Vermehrung der lebendigen Substanz selbst hervorgerufen sei. So müßte bei Anlegen der *Orbulina*-Schlußkammer, die ballonartig die ganzen vorhergegangenen Weichkörperteile in weitem Abstand einzuhüllen vermag, das Plasma in der relativ kurzen Zeit des Kammerbildungsprozesses auf das Mehrfache seines vorherigen Gesamtbetrages

angewachsen sein, um auf seiner Oberfläche die *Orbulina*-Wand abscheiden zu können. An ein solches Wachstum ist um so weniger zu denken, als gerade zur Zeit der Kammerbildung gar keine Nahrung aufgenommen wird. Es ist vielmehr gar nicht zu bezweifeln, daß die erforderliche Volumenzunahme des Weichkörpers durch Aufquellung, d. h. durch Aufnahme von Wasser seitens des Weichkörpers erreicht wird (Rhumbler). Auch bei der Teilung der Süßwasser-Testaceen quillt der ursprünglich allein in der Mutterschale geborgene Weichkörper in ganz kurzer Zeit auf etwa das Doppelte seines Volums auf, indem er das für die Tochterzelle bestimmte Plasmaquantum aus der Schalenmündung vorschiebt. Rhumbler ist geneigt, anzunehmen, daß bei diesen Vorgängen im Körper gebildete Kohlensäure „als osmotisch wirksames Mittel" eine Rolle spielt. Ich bin eher geneigt, an einen reinen Quellungsvorgang, etwa durch eine Reaktionsänderung veranlaßt, zu denken.

Hat sich nun schließlich durch Vorfließen des sehr wässerigen Plasmas in einer der Neukammer entsprechenden Gestalt auf der Flußfläche der Altkammer die neue Anlage gebildet, so bildet sich alsbald auf der Außenfläche eine der Kammerform entsprechende Blase, die den äußeren Umhüllungsrand eines grobmaschigen Alveolarsaumes des vorgeschobenen Plasmas darstellt. „Nach ein paar Stunden erscheint der Kontur der äußeren Alveolarwand etwas verdickt und zeigt eine kaum merkliche gelbe Färbung. Diese Haut gibt das äußere Schalenhäutchen ab, dann zieht sich das Plasma zurück und läßt unter dem äußeren Schalenhäutchen eine wässerige (kolloidale) Flüssigkeit von der Dicke der späteren Schalenwand stehen, an deren innerer Wand wieder das innere Schalenhäutchen in gleicher Weise, wie vorher das äußere abgelagert wird. Die angebaute Kammer erscheint zunächst farblos, nach 2—3 Tagen ist sie jedoch vollständig verkalkt und hart." Aus dieser Schilderung Winters (87), die sich auf die Anlage der Erstlingskammer von *Peneroplis* bezieht, ist zu entnehmen, daß der ganze Wandbildungsproß sich hier kontinuierlich abspielt. Die ganze Schalenwand wird im wesentlichen mit einem Male, in einem 2 bis 3 Tage währenden Vorgang fertiggestellt. Die zwischen dem äußeren und inneren Schalenhäutchen gelegene, ursprünglich wässerige, d. h. dünnflüssige Substanz, die noch während der Kammerbildungsperiode allmählich unter Erstarrung verkalkt, repräsentiert die primäre Kammerwand (Rhumbler). Zwischen dieser, die ein typisches zunächst flüssiges Sekret darstellt, und den beiden „Schalenhäutchen", die reicher an organischer Substanz und ärmer an Kalk sind, bestehen, wie man sieht, keine qualitativen, sondern lediglich quantitative Unterschiede. Rhumbler vermutet, daß diese Grenzschichten ursprünglich nichts anderes sind, „als einfache Niederschlagsmembranen, die sich unter Gelatinieren des Sekretes durch Berührung mit einer andersartigen Substanz (Wasser, Plasma) ebenso gebildet haben, wie dies auch bei anorganischen Kolloiden an der Berührungsfläche mit fremden Substanzen so vielfach geschieht".

Was nun die Kalkausscheidung aus jener kolloidalen Lösung betrifft, so handelt es sich dabei gewiß um einen Kristallisationsvorgang, aber nicht in dem Sinne, daß derselbe die Wandbildung an sich bedingt, sondern die Wand wird, wie Rhumbler sehr scharf betont, zunächst vom Weichkörper modelliert;

„innerhalb der Wand schlägt sich aber dann der Kalk in bestimmter Orientierung, nämlich mit seinen Hauptachsen senkrecht zu den Wandoberflächen nieder.“

„Diese charakteristische Anordnung des Kalkes innerhalb der Schalenwand hat nun ebenso, wie die Kammerform selbst, keinerlei spezifische vitale Faktoren zur Voraussetzung, das zeigen deutlich die Quecksilberexkreszenzen, bei denen die Quecksilberoxydulchromatkriställchen deutlich die gleiche radiäre Anordnung, bzw. senkrechte Orientierung zu den Wandoberflächen aufweisen (vgl. oben Fig. 58b). Man kann sich folgende Vorstellung von der Kalkablagerung manchen: Bei der ersten Kalkablagerung auf der Oberflächenschicht des Weichkörpers oder auch auf dem sogenannten inneren Schalenhäutchen wird sich an den Kalzitkriställchen eine ‚orientierte Adsorption‘ im Sinne O. LEHMANNS abspielen; es ist das eine Erscheinung, die durch ihre Polarisationsbilder zeigt, daß die Oberfläche von Glas und anderen Fremdkörpern eine ganz bestimmte Orientierung der Kristallstruktur innerhalb der dem Fremdkörper angelagerten Grenzschicht bewirken kann; diese Orientierung ist in unserem Falle die gleiche wie bei den Quecksilberoxydulchromatkriställchen auf dem Quecksilber. Ist aber das Kalzit erst einmal in einer Schicht an der Grenzfläche zur orientierten Ablagerung gekommen, so bleibt diese Orientierung auch für die weiteren Kalzitablagerungen auf rein physikalische Weise ermöglicht, denn auch die Wände der Quecksilberexkreszenzen bauen Schicht für Schicht unter gleicher Kristallorientierung weiter, und was noch überzeugender ist, Kalkgebilde organischer Herkunft (Schwammnadeln) können auf künstlich anorganischem Weg unter Beibehaltung ihrer Kalkorientierung vergrößert werden.“ (RHUMBLER.)

Da jede neugebildete Kammer zunächst allseitig geschlossen ist, erhebt sich die Frage, wie entsteht die Hauptmündung und wie die bei so vielen Foraminiferen vorhandenen Porenkanäle. In der Regel entsteht, wie es scheint, die Mündung „als Sarkodedurchbruch durch die primäre Schalenhaut“; doch scheint gelegentlich auch ein anderer Bildungsmodus vorzukommen. So fand WINTER (87), daß sich bei *Peneroplis* das Plasma innerhalb der Neukammerblase an der Stelle, wo ein Mundporus gebildet werden soll, mit der Blasenwandung zurückzieht. Hier würde also bei Entstehung der Mündung eine Zugwirkung anzunehmen sein. Was die kleinen Poren bzw. Porenkanäle betrifft, so werden sie nach RHUMBLER wahrscheinlich „durch ein Durchtreten entsprechend gelagerter Pseudopodien durch die zuerst gebildete noch gelatinös weiche primäre Schalenwand veranlaßt“.

Das nachträgliche Durchbrochenwerden eines neugebildeten Schalenhäutchens kann um so weniger überraschen, als es ja bekannt ist, daß auch völlig ausgebildete, verkalkte Kammerwände gelegentlich wieder resorbiert werden können. So hat BRADY bei der Embryonenbildung von *Orbitolites* beobachtet, daß dann in dem peripheren Schalenteil sämtliche radiär und konzentrisch gerichtete Kammerwände resorbiert werden, so daß bloß die seitlichen Wandflächen stehenbleiben. Auch die auskriechenden Embryonen können, wie WINTER bei *Peneroplis* sah, kreisrunde Löcher oder andersgestaltete Lücken in der Wand der Mutterschale durch Resorption erzeugen. Endlich ist es bekannt, daß bei der Kammerbildung von Globigerinen mit Schwebeborsten (deren Länge oft mehrfach den Schalendurchmesser

übertrifft) die hervortretenden distalen Enden der von der vorquellenden Sarkode überflossenen Borsten der alten Kammer glatt wegresorbiert werden, während die im kammerbauenden Plasma eingeschlossenen basalen Abschnitte zunächst noch offenbar als Stützen für die anfänglich noch wenig widerstandsfähige Blasenwand stehen bleiben (Fig. 70); später, wenn die Wand der neuen Kammer durch zentrifugale Kalkauflagerung fester geworden ist, werden durch einen zweiten intrathalamen Resorptionsakt auch jene stehengebliebenen stützenden Borstenteile beseitigt (Rhumbler). Auch bei den Hastigerinen müssen die Neukammeranlagen notwendig das Lanzenwerk des voraufgehenden Umganges umfließen. Dabei konnte nun Rhumbler die merkwürdige Tatsache konstatieren, daß nur diejenigen Lanzen, die unter einem Winkel von weniger als 45° auf die Neukammerwand aufstießen,

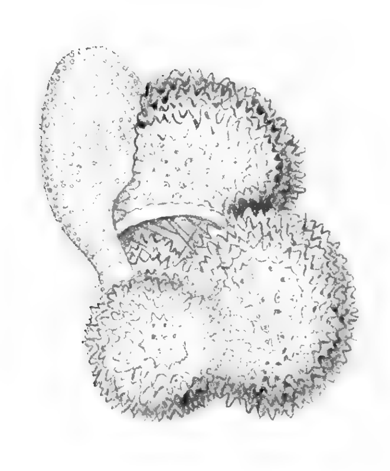


Fig. 70. *Globigerina sacculifera* (Brady) var. *recumbens* (Rhblr.). In der sackförmigen Endkammer sind die früheren Stacheln noch nicht völlig resorbiert, auf der Endkammerwand stehen die ersten Anlagen neuer Borsten. (Nach Rhumbler.)

in ihrem überragenden Teil wegresorbiert wurden, während jene, welche mit der Wand der Neukammer einen Winkel von 45° oder mehr bildeten in ihrer ganzen Länge erhalten blieben. Die Zweckmäßigkeit dieses Verhaltens beruht hier darauf, „daß die Lanzenenden bei gleicher Gesamtlänge der Lanzen um so weiter mit ihren Enden von der Wand der Neukammer abstehen, je mehr sich ihr Schnittwinkel mit der durchdrungenen Wand einem Rechten nähert, und um so weniger, je mehr der Winkel von 90° abweicht. Die am meisten von der Kammerwand mit ihren Endspitzen abstehenden Lanzen werden nämlich ebensowohl für die Schwimmfähigkeit als für die Abwehrfähigkeit von Feinden (die sie

um so weiter von der eigentlichen Schalenwand fernhalten, je mehr sie sich über dieselbe erheben) die wirksamsten sein" (Rhumbler).

Es ist klar, daß alle diese mit der Kammerbildung Hand in Hand gehenden Resorptionsprozesse darauf abzielen, „mit einem geringsten Materialaufwand die größtmögliche Festigkeit, Schwebefähigkeit und Abwehrfähigkeit zu erreichen".

Man sieht also, „daß schon für das Schalengerüst unserer den Formwert einer einzigen Zelle repräsentierenden Protozoengruppe genau dieselbe innere anpassungsfähige Zweckmäßigkeit maßgebend ist, die auch die vielzelligen Gerüstbildungen der Metazoen beherrscht, denn die Schale wird hier nicht anders behandelt, als etwa ein durch Wachstum, Bruch oder sonstige Deformierung in neue Situationen versetzter Knochen, der auch die Bälkchen seiner Spongiosa stets so aufstellt und durch geeignete Resorptions- und erneute Abscheidungsvorgänge den neuen Verhältnissen entsprechend so einrichtet, daß mit dem geringsten Materialaufwand die größtmögliche Festigkeit erreicht wird". Es geht aber weiter daraus hervor, „daß die Schalen einen integrierenden Bestandteil des Foraminiferenkörpers darstellen, der keineswegs bloß als rein passive Schutz- und Verschanzungsexsudate oder Bauten aufgefaßt werden dürfen, wie etwa die Schutzröhren tubicoler Polychäten". Endlich verdienen die geschilderten Resorptionsvorgänge auch deshalb Beachtung, „weil sie sich durch die früher entwickelten bei der Formgebung der Schalen wirksamen Faktoren nicht erklären lassen; sie stellen ein neues Problem dar, welches zurzeit nicht gelöst werden kann" (Rhumbler).

Wie bei der Bildung pflanzlicher Zellmembranen läßt sich auch bei der Kammerbildung der Foraminiferen wenigstens ein indirekter Einfluß der Kernsubstanz nachweisen, der in klarster Weise dadurch zum Ausdruck kommt, daß kernlose Plasmastücke überhaupt keine Schalen aufzubauen oder auch nur zu regenerieren imstande sind, wie zuerst Verworn (82) für *Polystomella* experimentell nachgewiesen und auch Schaudinn (73) für *Calcituba* bestätigt gefunden hat. Keinesfalls wirkt der Kern als mechanisches Kraftzentrum, sondern er greift, wie sich Rhumbler ausdrückt, „in kaum zu verkennender Weise als chemischer Stofflieferant in die mechanische Arbeit des Zelleibes mit ein, nicht nebensächlich, sondern wohl durchaus unentbehrlich, indem er mit seinen wichtigen Stoffen die chemische Eigenart der Plasmabestandteile bestimmt, deren Konfiguration dann aber nicht von ihm, sondern von den Kapillaritätskonstanten und chemischen Affinitäten, kurz von den chemisch-physikalischen Konstanten dieser Plasmabestandteile selbständig physikalich-mechanisch geordnet wird ... Die indirekte Mithilfe der Kernsubstanzen beim Schalenbau kann in Anbetracht der lückenlos festgestellten Mechanik der Schalenformung nur auf einer chemischen Beeinflussung der Oberflächenenergie der beim Schalenbau aktiv reagierenden Zellsubstanz beruhen. Die Oberflächenenergie ist nun aber unter sonst unveränderten Bedingungen von der chemischen Natur der flüssigen Oberfläche abhängig; jede chemische Veränderung im Innen- und Außenmedium muß auch die Energie der Oberfläche verändern und jede Energieänderung kann bekanntlich direkt oder, falls es sich um die Zufügung potentieller Energie handelt, auch später in Arbeit umgesetzt werden. Somit treten also die Ober-

flächenspannungsarbeiten in direkte Abhängigkeit von der chemischen Komposition der lebenden Materie. Mit jeder chemischen Aenderung der Oberflächenschicht der kammerbauenden Sarkode kann sich auch der Betrag und die Verteilung ihrer Oberflächenspannungen und ihrer Randwinkel verändern; da nun aber der Kern die chemische Komposition des Plasmas mitbestimmen hilft, so hilft er darum eben auch die Randwinkel und die Größe der Oberflächenspannung mitbestimmen, die für den Schalenbau maßgebend sind.“ (Rhumbler.)

Es muß schließlich noch des Einflusses äußerer Bedingungen auf die Ausgestaltung der Foraminiferen-Schalen gedacht werden. Hier ist vor allem der Tatsache zu gedenken, „daß sehr viele Species oder Gattungen, die eine über kalte und warme Gegenden ausgedehnte Verbreitung besitzen, in den kälteren Gegenden ihre Vertreter zu auffällig größeren Individuen heranwachsen lassen als in wärmeren Gegenden“, eine Erscheinung, die übrigens nach Beobachtungen von Awerinzew auch für Süßwasserrhizopoden und, wie wir später sehen werden, für Radiolarien Geltung hat. Für diese letzteren hat Häcker (31—36) vermutet, „daß im wärmeren und folglich dünneren und weniger zähen Oberflächenwasser das Volum im Interesse der Schwebefähigkeit eingeschränkt werden muß, während im kühleren Tiefenwasser (denn auch die Kälte der tieferen Meeresschichten bewirkt die gleiche Erscheinung) der Volumvergrößerung keine derartige Grenze gesetzt ist“. Doch scheint es, wie Rhumbler (66) bemerkt, daß in erster Linie die niedrige Temperatur direkt (nicht nur durch Selektion) „als größenvermehrender Faktor auf die betreffenden Formen einwirkt“, auch kommt, wie es scheint, in Betracht, daß Kalk aus Lösungen um so leichter ausfällt, je höher die Temperatur ist. Es bezieht sich denn auch die obenerwähnte Regel hauptsächlich auf Rhizopodenformen, die zu ihrem Schalenaufbau nicht sehr viel oder so gut wie gar keinen Kalk brauchen, also vor allem auf die agglutinierenden Formen. Aber auch kalkschalige Cornuspiren, Milioliden u. a. erreichen ihre größten Dimensionen im kalten Wasser; diejenigen aber, die besonders viel Kalk zur Herstellung ihrer Gehäuse nötig haben, werden im warmen Wasser besonders groß und sind sogar auf Warmwasser mehr oder weniger beschränkt (Rhumbler). Der anscheinende Widerspruch zwischen der Beschränkung der Kalkabscheidung bei niederer Temperatur und der Schalengröße vieler (kalkarmer) nordischer und Tiefseeformen erklärt sich, wenn man berücksichtigt, daß die Erzeugung größerer Kammern relativ weniger Kalk erfordert, als diejenige von kleinen Kammern, weil die Oberfläche, auf der die Schale zur Abscheidung kommt, nur mit dem Quadrat, der Kammerinhalt aber, d. h. die Quantitität der den Kalk sezernierenden Sarkode mit der dritten Potenz der Kammerradien zunimmt; es muß also einer Foraminifere um so leichter fallen, auch in der Tiefenkälte noch Kalk auszufällen, je größer sie wird, bzw. je größer sie von Haus aus anfängt (Rhumbler).

B. Radiolarien.

1. Allgemeine Gestaltungsverhältnisse.

Zur Bildung typischer „Zellskelette" in erstaunlicher Formenmannigfaltigkeit kommt es bei den Radiolarien. Die Hauptmasse des Plasmas nebst Kern wird von der sogenannten „Zentralkapsel" umschlossen, einer einfachen oder doppelten Haut, vergleichbar den organischen Schalen mancher Süßwasserrhizopoden, die wahrscheinlich aus einer dem Chitin wenigstens ähnlichen N-haltigen Substanz besteht. Da die Kapselwand entweder allseitig oder nur an bestimmten Stellen von Porenkanälen durchsetzt wird, so tritt regelmäßig ein Teil des Plasmas nach außen und bildet eine extrakapsuläre Schicht, von der die Pseudopodien ausgehen. Fassen wir mit Haeckel und Bütschli die Zentralkapselhaut als Zellmembran auf, so liegt hier ein besonderer typischer Fall vor, wo die Zellhaut sozusagen innerhalb des Plasmakörpers liegt, denselben in zwei deutlich gesonderte und ineinander geschachtelte Regionen (intra- und extrakapsuläres Plasma) trennt. Die eigentlichen für die Radiolarien so charakteristischen Skelettbildungen entstehen dann entweder nur im extrakapsulären oder sowohl in diesem wie im intrakapsulären Plasma. Die die Zentralkapsel unmittelbar umhüllende Plasmaschicht geht nach der Peripherie zu meist in eine sehr stark vakuolisierte Schicht von beträchtlicher Dicke über, deren Vakuolen ziemlich groß und von sehr dünnen Protoplasmawänden umschlossen sind, so daß die Vakuolenschicht ein schaumiges Aussehen besitzt. Nach außen folgt dann oft noch eine dicke Gallertlage, durch welche die Pseudopodien nach außen treten (Fig. 71).

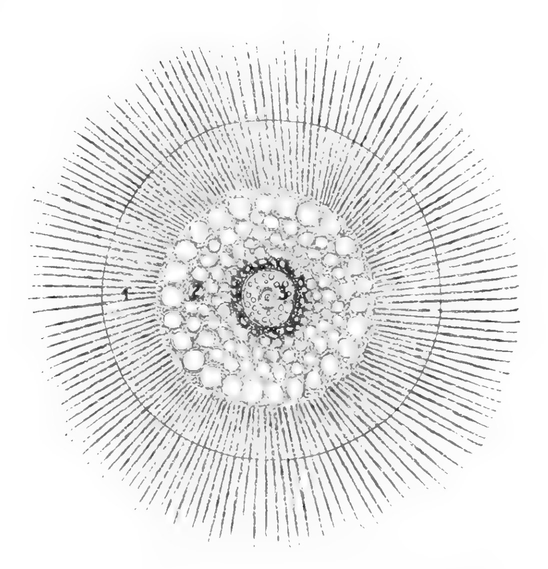


Fig. 71. *Thalassicolla nucleata.* *1* Gallertschicht, *2* Vakuolenschicht, *3* Zentralkapsel mit Kern. (Nach Verworn.)

Während der Weichkörper der Radiolarien einen verhältnismäßig einförmigen Bau zeigt, ist dagegen die Formenmannigfaltigkeit der Skelette eine ganz außerordentliche. „Alle denkbaren Grundformen, sagt Haeckel (29, II.), welche im System der Promorphologie sich unterscheiden lassen, kommen in der Klasse der Radiolarien wirklich ausgebildet vor; das Skelett zeigt sogar gewisse geometrische Grundformen verkörpert, welche sonst überhaupt nicht in anderen organischen Bildungen vorkommen". So finden sich in der zu den Tripyleen oder Phäodarien gehörigen Familie der Circoporiden nebeneinander reguläre Ikosaëder, Dodekaëder

und Oktaëder, Formen, von denen die beiden letzteren nur im Pflanzenreich durch gewisse Pollenkörner sowie die Antheridien von *Chara* vertreten sind, während Ikosaëder in der organischen Welt sonst überhaupt fehlen. Es kann keinem Zweifel unterworfen sein, daß, wie sich Haeckel ausdrückt, die Radiolarien „die höchste Potenz morphologischer Komplikation darstellen, zu welcher es die einzelne Zelle in der Skelettproduktion bringen kann. Alles was sonst von den einzelnen Gewebezelle der Tiere und Pflanzen in Skelettbildung geleistet wird, erreicht nicht die außerordentliche Entwicklungshöhe der Radiolarien“ (Haeckel).

Im einfachsten Fall bestehen die zum Schutze des Weichkörpers gebildeten kieseligen Skeletteile der Radiolarien aus lose zusammengelagerten oder doch nur von einer geringen Menge Plasma oder Gallerte vereinigten Stücken von sehr verschiedener Gestalt. So finden sich bei gewissen Heliozoen (*Pompholyxophrys*) minutiöse Kieselkügelchen, die ein- oder mehrschichtig gelagert eine kugelige Schalenhülle formieren. In anderen Fällen wieder (*Pinacocystis*) sind es lose vereinigte Plättchen oder Kieselnadeln (Spiculae), die meist tangential zur Oberfläche gerichtet und gerade oder gebogen, geschlängelt, glatt oder mit zahlreichen Dörnchen besetzt sind. Statt einfacher Nadeln finden sich auch häufig vierstrahlige, und solche, die an beiden Enden in je zwei oder drei Gabelzinken auslaufen. Oft kommt es zur Entwicklung einer oder mehrerer konzentrisch ineinander geschachtelter Gitterkugeln, die dann meist durch radiale Stäbe miteinander verbunden sind (Fig. 72).

Meist ist eine solche kugelige Gitterschale sehr regelmäßig gebaut, sowohl hinsichtlich der Regularität der Kugelgestalt, wie in bezug auf Form und Größe der runden oder hexagonalen Gitterlöcher. Mannigfaltiger gestaltet sich das Skelett durch die häufige Entwicklung radialer Stacheln, die sich von der Schalenoberfläche in zentrifugaler Richtung zu oft beträchtlicher Länge erheben. Die Zahl dieser Stacheln ist sehr verschieden und schwankt zwischen zwei und sehr hohen Zahlen. Im letzteren Falle sind die Stacheln entweder, alle gleich und gleichmäßig, ohne besondere Ordnung gestellt, oder es zeichnen sich unter ihnen 20 durch besondere Länge und Stärke aus und diese 20 entsprechen in ihrer Stellung dem sogenannten Müllerschen Gesetz, welches zuerst bei einer Gruppe von Radiolarien entdeckt wurde, deren Skelettelemente nicht kieselig sind, sondern aus Strontiumsulfat bestehen (Fig. 73). Die 20 Stacheln ordnen sich, wie Bütschli den Satz formuliert, so zusammen, „daß 5 Kränze von je 4 Stacheln um eine, durch keine Einlagerung von Stacheln bezeichnete Hauptachse, in verschiedener Neigung zu letzterer, herumgestellt sind. Diese 5 Kränze aber von je 4 Stacheln ordnen sich in folgender Weise um die ideale Hauptachse. Ein mittlerer Kranz von 4 in einer Ebene gelegenen Stacheln geht durch den Mittelpunkt der Hauptachse, so daß die 4 ihm zugehörigen Stacheln senkrecht zu letzterer und auch aufeinander senkrecht stehen. Da diese Kranzebene also die Aequatorialebene des ganzen Skelettes und Tierleibes bezeichnet, so sind die 4 ihr angehörigen Stacheln wohl als Aequatorialstacheln zu bezeichnen. Polarwärts von diesem Aequatorialstachelkranz lagern sich jederseits 2 Stachelkränze; zunächst je einer, dessen Stacheln etwa einen Winkel von 30° mit der Aequatorialebene bilden und so geordnet sind, daß sie zwischen den 4 Aequatorialstacheln liegen, ihre Projektion auf die Aequatorialebene, also je einen Winkel von 45° mit den zwei benachbarten Aequatorialstacheln bildeten. Diese Stacheln kann man mit Müller und Haeckel „Tropenstacheln“ nennen, da sie ihrer Lage nach etwa Radien entsprechen, welche vom Zentrum der Erdkugel

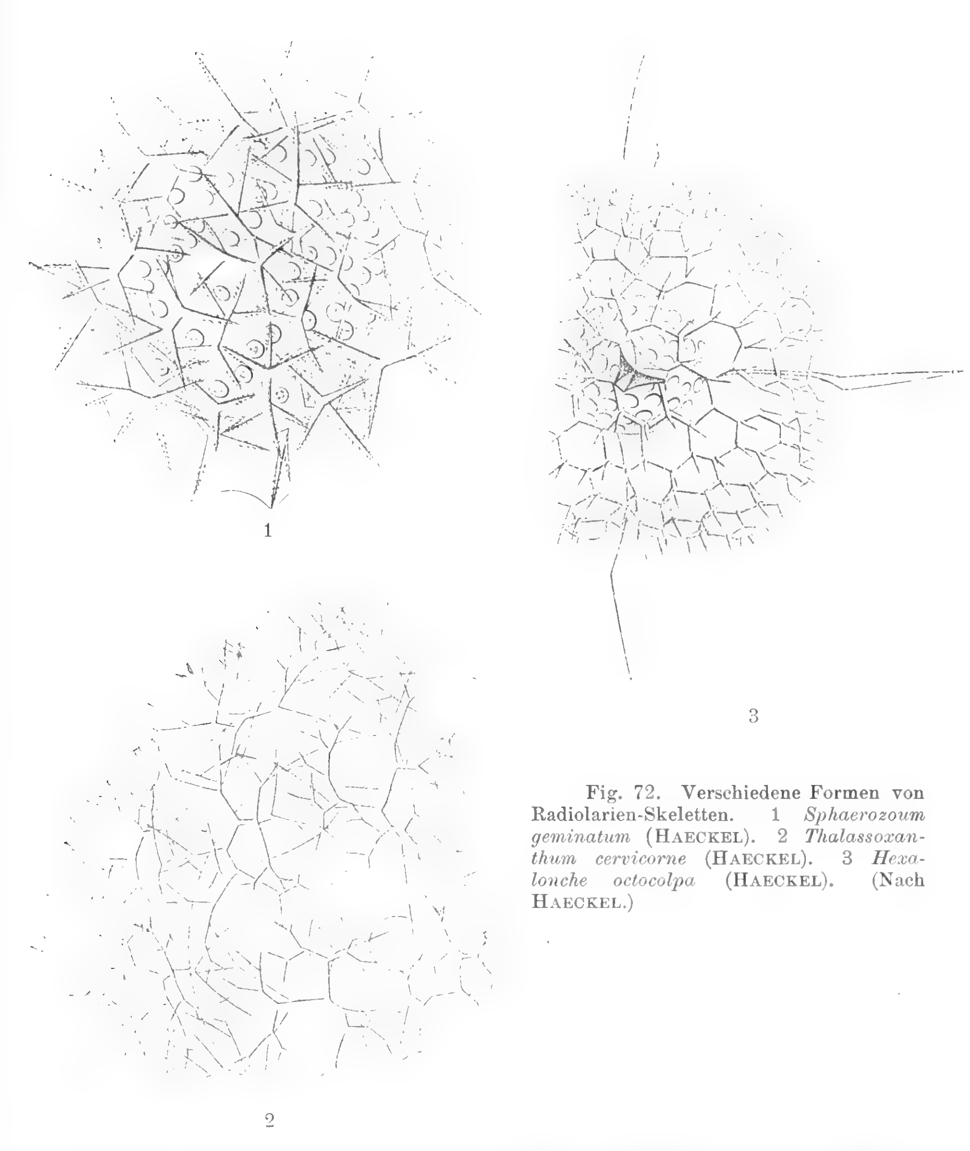


Fig. 72. Verschiedene Formen von Radiolarien-Skeletten. 1 *Sphaerozoum geminatum* (HAECKEL). 2 *Thalassoxanthum cervicorne* (HAECKEL). 3 *Hexalonche octocolpa* (HAECKEL). (Nach HAECKEL.)

zu den Wendekreisen gehen. Die beiden letzten Stachelkränze, die am meisten von der Aequatorialebene abgewendet sind, bilden mit dieser Winkel von ca. 60° und liegen gleichsinnig mit den Aequatorialstacheln, so daß also ihre Projektionen auf die Aequatorialebene mit den Aequatorialstacheln zusammenfallen. Der Vergleich mit der Erdkugel läßt diese Stacheln als „Polarstacheln" bezeichnen. d. h. solche, welche zu den Polarkreisen gehen" (BÜTSCHLI).

Wie HAECKEL gezeigt hat, finden sich unter den Radiolarien auch sechsstachelige Formen, deren Stacheln nach den drei Richtungen des Raumes, also wie die Achsen eines Oktaëders geordnet sind (Fig. 72, 3). Bei einer folgenden Gruppe sinkt die Zahl der Stacheln auf 4 herab und schließlich reduziert sich die Stachelzahl bei einer dritten Gruppe auf 2, in welchem Falle demnach die beiden einzigen Stacheln eine Hauptachse bezeichnen. Eine solche tritt jedoch auch zum Teil schon

bei den 4-stacheligen Formen hervor, indem sich zwei zusammengehörige Stacheln durch besondere Größe vor den zwei anderen auszeichnen. Die Stacheln sind entweder drehrund oder dreikantig. Letzteres beruht darauf, daß sie sich in solchen Fällen über den Knotenpunkten der hexagonalen Maschen erheben, also Punkten, wo drei Maschenbälkchen zusammenstoßen, um sich dann als Kanten auf die Stacheln fortzusetzen. Bei manchen Formen entwickeln sich an den Kanten der Stacheln

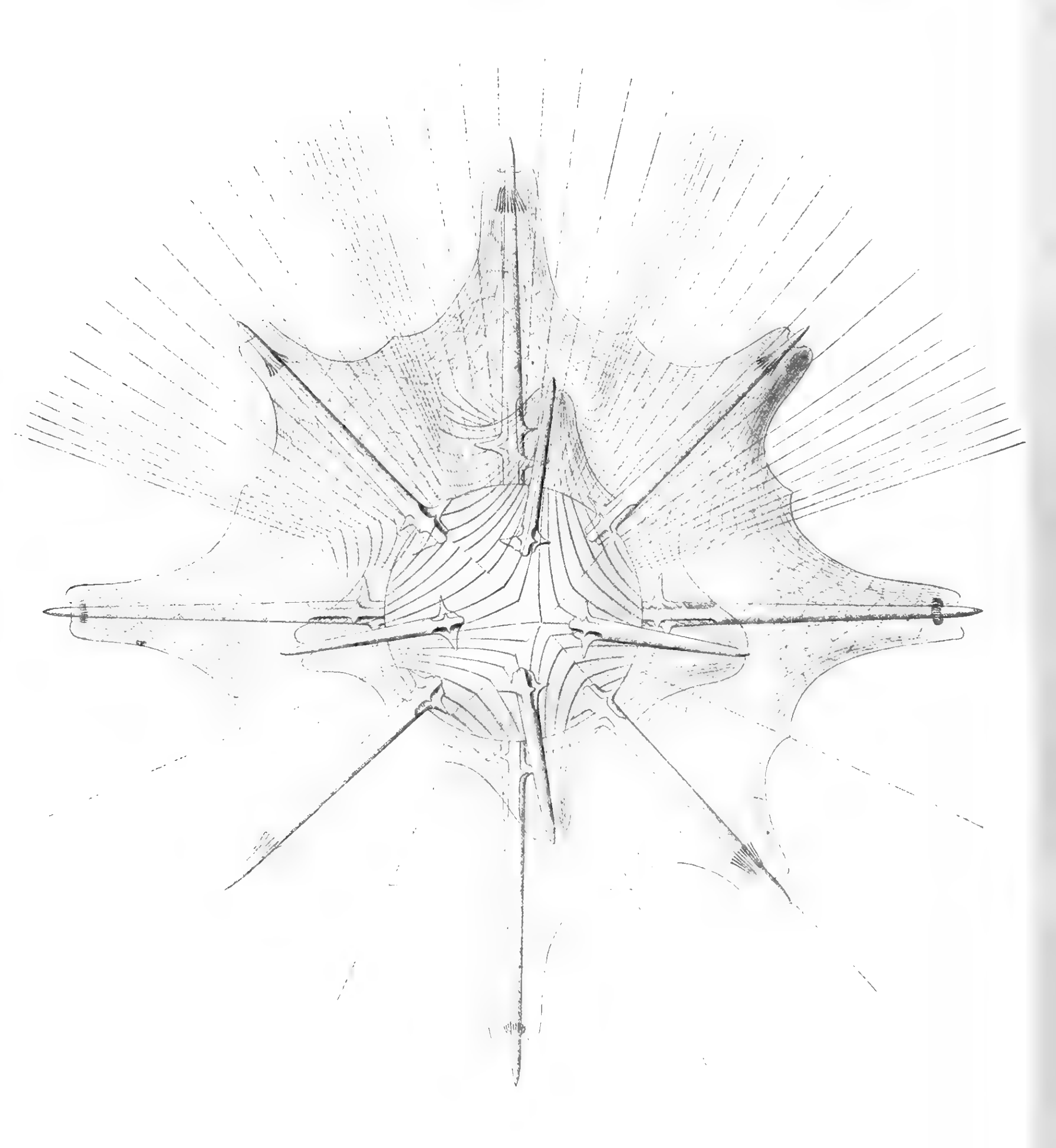


Fig. 73. *Xyphacantha serrata* als Typus des Körperbaues einer *Acanthometre*. Die Hauptachse geht durch den Mittelpunkt senkrecht auf die Papierebene. Die obere Partie der Figur stellt die Oberflächenansicht dar: das System der von den Stachelscheiden herablaufenden Stützfäden; das oberflächliche Sarkodenetz und die zwischen den Stacheln angeordneten Pseudopodien. Die untere Partie zeigt das Bild des optischen Durchschnittes. (Nach Hertwig.)

einfache oder verästelte Seitensprossen. Zu solchen gesellen sich bei *Diplosphaera* noch zarte, verästelte oder unverästelte Kieselfäden hinzu, welche in übereinstimmender Höhe von den 20 Hauptstacheln entspringen und sich mit denen der benachbarten Stacheln verschmelzend vereinigen, so daß die Gesamtheit dieser Fäden eine spinngewebsartige zarte äußere Kugelhülle bildet. Bisweilen (Spongosphären) werden zentral gelegene, konzentrisch sich umgreifende Gitterkugeln (Markschalen) peripherisch von einer spongiös entwickelten Kieselrinde eingehüllt (Fig. 72, 3) und schließlich können die zentralen „Markschalen“ auch ganz fehlen, so daß das kugelige oder elliptische Skelett durchaus spongiös erscheint, wobei Radialstacheln entweder vorhanden sein oder auch fehlen können. Nicht immer sind die ineinander geschachtelten Gitterschalen kugelig, sondern häufig entwickeln sich namentlich die äußeren monaxon, abgeplattet linsen- oder scheibenförmig und gelangen dann oft nicht mehr zu völliger Ausbildung; es bildet dann diese unvollständige Schale nur einen scheibenförmigen äquatorialen Ring an der Peripherie der Linsenschale und in dieser Weise folgen bei der *Coccodiscida* (HAECKEL) noch eine verschiedene Zahl weiterer jüngerer und immer umfassenderer Ringe aufeinander, lauter unvollständig sukzessive zur Ausbildung gelangende Gitterkugeln. Endlich entwickeln sich manchmal die Scheibenringe nur längs gewisser Radien, so daß also nicht eine zusammenhängende Scheibe, sondern eine verschiedene Zahl sich nach der Peripherie etwas verbreiternder Arme zur Ausbildung gelangen, die aus den entsprechenden Ringteilen zusammengesetzt sind.

Einer ganz wesentlich verschiedenen Formenreihe begegnen wir in den Skelettbildungen der *Monopylea* (*Nassellaria*), der reichhaltigsten Radiolarien-Gruppe (Fig. 74).

Als einfachste Form betrachtet BÜTSCHLI hier einen ovalen oder polygonalen Kieselring, welcher die Zentralkapsel umschließt und wie diese meist zwei durch ihren Bau (Bestachelung) etwas verschiedene Pole besitzt. Bei einem Teil dieser Ringskelette tritt eine größere Ausbauchung der einen Ringhälfte auf, wodurch dann die Bildung einen deutlich bilateral symmetrischen Charakter enthält. Wie erwähnt, ist ein solcher Skelettring selten ganz glatt und ungestachelt. Meist trägt er paarweise entspringende Stachelfortsätze, die außerdem bisweilen sich ästig verzweigen. Gesellt sich zu dem Hauptring noch ein zweiter an einem Pol gelegener „Basalring“, dessen Ebene senkrecht auf der des ersteren steht und dessen Lumen daher durch den Basalteil des Primärringes in zwei Teile (Basallöcher) geschieden wird, so erhält man neue Formen (*Diplostephida* HAECKEL). Endlich können sich drei Ringe derart miteinander kombinieren, daß außer dem Basalring noch ein großer Ring zur Entwicklung kommt, der auf dem Primärring senkrecht steht und mit ihm die Hauptachse gemein hat. Diese ist jedoch die kleinere des tertiären Ringes, da derselbe senkrecht zu ihr sehr langgestreckt ist (langelliptisch). Eine weitere Komplikation ist dann durch die Bildung einer gegitterten Schale gegeben, die den primären Ring umhüllt und die man sich durch reichliche Entwicklung und Verwachsung verzweigter Stachelfortsätze entstanden denken kann, die besonders von dem Basalring und dem dritten Ring entspringen, welch letzterer dann direkt in die gegitterte Schalenwand aufgeht. Auch hier kommt es nun vielfach zur Bildung von Stacheln, von welchen besonders jene Interesse bieten, die im Umkreis der vier Basallöcher zur Entwicklung kommen, welch letztere bei allen dreiringigen Formen die Basalplatte naturgemäß durchbohren. Es kommen 3-, 4-, 5- und 6-stachelige Formen vor. Die Stacheln selbst erreichen oft eine bedeutende Länge und sind entweder gerade oder bogenförmig gekrümmt, teils drehrund im Querschnitt, teils blattförmig. Durch Verästelung und Verschmelzung der Basalstacheln entsteht vielfach eine gegitterte Membran, welche unterhalb der ursprünglichen Gitterschale (Köpfchen) ein neues erstes Glied bildet, an welches sich bei zahlreichen anderen

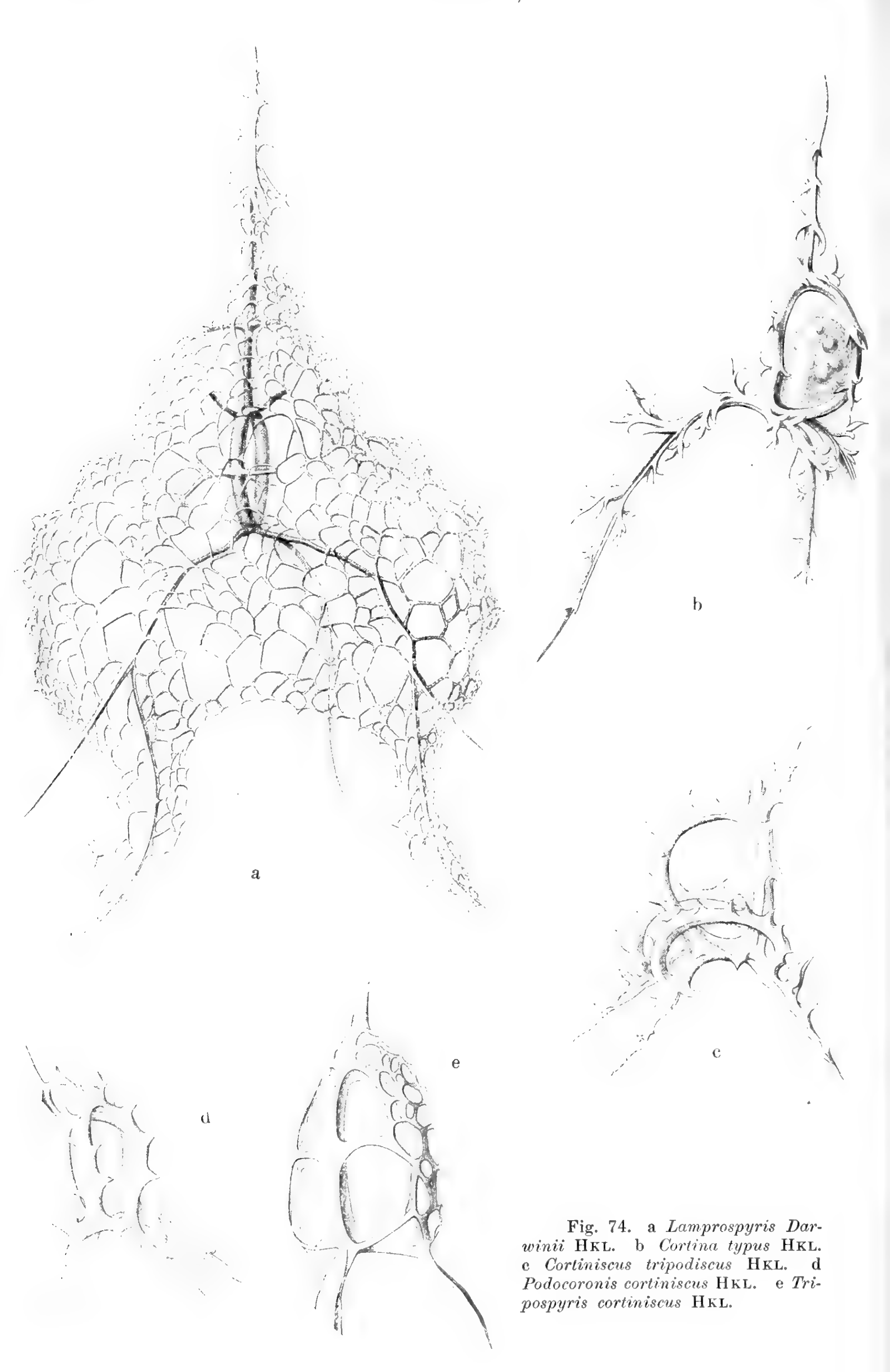


Fig. 74. a *Lamprospyris Darwinii* Hkl. b *Cortina typus* Hkl. c *Cortiniscus tripodiscus* Hkl. d *Podocoronis cortiniscus* Hkl. e *Tripospyris cortiniscus* Hkl.

Formen (*Cyrtida*) weitere, ähnliche Glieder anreihen (bis zu 9 und mehr), wobei jedes folgende Glied die morphologische Wiederholung des ersten bildet.

2. Chemische Natur der Skelette.

In bezug auf die chemische Beschaffenheit der Skelettsubstanz nehmen die *Acantharia* unter den Radiolarien eine Sonderstellung ein, indem sie nicht Kieselsäure, sondern auffallenderweise als bis jetzt einzig stehender Fall Strontiumsulfat absondern. Joh. Müller hatte die Skelette der Acanthometren, gestützt auf ihre teilweise Unverbrennlichkeit, für durchaus kieselig gehalten, während Haeckel und später R. Hertwig (40) wenigstens für gewisse Formen Verbrennlichkeit fanden und daher auf das Vorhandensein einer organischen Substanz schlossen. Durch Säuren wie auch durch Kalilauge werden die Skelette gelöst. Die Lösung ist eine sehr vollständige, so daß nach Hertwig schließlich nur ein äußerst feines Häutchen als Rest eines ganzen Skelettstachels zurückbleibt. Brandt (10, 11) stellte dann fest, daß auch schon 1-proz. Sodalösung und 10 bis 20-proz. NaCl-Lösung die Skelettelemente der Acanthometren nach längerer Einwirkung lösen und definiert daher die organische Substanz, das sogenannte „Akanthin“ Haeckels als einen Eiweißkörper, aus dem nach ihm auch die Achsenfäden der Pseudopodien der Heliozoën bestehen würden. Haeckel (l. c.) teilt nicht die Ansicht Brandts. Er vermißt Eiweißreaktionen wie besonders die Xanthoproteinreaktion, die Rotfärbung durch Millons Reagens usw. Weder durch HNO_3 noch durch Jod werden die Skelette gelb gefärbt. In verdünnten Mineralsäuren lösen sie sich nach Haeckel rascher als in konzentrierter. Haeckel erhitzt, um die Acantharien-Skelette rein darzustellen, dieselben in einem Tropfen konzentrierter H_2SO_4 und fügt dann ein Tröpfchen rauchender HNO_3 hinzu. Das Skelett bleibt dann ganz rein zurück und löst sich erst bei längerem Erhitzen in der Säure. Haeckel war der Meinung, daß es sich um eine chitinähnliche Substanz handelt.

In neuerer Zeit hat nun zunächst Schewiakoff (76) die alte Angabe Joh. Müllers betreffs der Unzerstörbarkeit des Skelettes durch Glühen bestätigt und zog ferner aus qualitativen und sogar einer quantitativen Untersuchung der Skelettsubstanz den Schluß, daß sie im wesentlichen aus einem wasserhaltigen Tonerdesilikat bestehe. Doch erwies sich auch diese Meinung als unrichtig und erst Bütschli ist es gelungen, endgültig festzustellen, daß Strontiumsulfat (Cölestin) den Hauptbestandteil der Acantharienskelette bildet. Es ist sehr bemerkenswert, daß schon Joh. Müller (1859) die Aehnlichkeit hervorhob, welche die großen Kristalle, die sich im Zentralkapselprotoplasma der *Collosphaera huxleyi* finden, mit Cölestinkristallen besitzen und sie daher „für ein schwefelsaures, schwer lösliches mit schwefelsaurem Strontian und schwefelsaurem Baryt isomorphes Erdsalz“ erklärte.

3. Oikologie der Radiolarienskelette.

Wenn wir auch nicht sagen dürfen, daß uns die biologische Bedeutung der ungeheuren Formenmannigfaltigkeit der Radiolarien-Skelette vollkommen bekannt wäre, so darf doch wohl das eine mit Sicherheit behauptet werden, daß sie, abgesehen von ihrer Rolle als

Stützen und teilweise auch schützende Hüllen des Weichkörpers, in vielen Fällen eine so beträchtliche Oberflächenvergrößerung bedingen, daß dadurch im Verein mit dem spezifisch leichteren vakuolisierten Gallertmantel (Calymma) das Schweben der betreffenden Organismen ermöglicht oder doch erleichtert wird. Schon Haeckel hat in seiner Radiolarienmonographie (II. Teil) die Formgestaltung der Skelette mit statischen Momenten in Zusammenhang gebracht, und insbesondere das indifferente oder stabile Gleichgewicht des ganzen Organismus, der frei im Meerwasser schwebt zur Erklärung der geometrischen Grundformen herangezogen. Er unterscheidet pantostatische Grundformen, bei welchen der Schwerpunkt und der Mittelpunkt des Körpers zusammenfallen und die sich demnach in jeder beliebigen Lage im Gleichgewicht befinden. Hierher zählen vor allem die kugelförmigen Skelette. Im Gegensatz zu diesen befindet sich bei den polystatischen Formen der Körper in mehreren verschiedenen Lagen (nicht in unendlich vielen) im Gleichgewicht. Zu diesen zählen die regulär polyedrischen Formen mit vielen, die ellipsoidischen, zylindrischen und linsenförmigen Skelette mit zwei stabilen Gleichgewichtslagen. Als monostatische Grundformen endlich bezeichnet Haeckel jene, bei welchen der Körper sich nur in einer einzigen Lage im Gleichgewicht befindet und demnach der Schwerpunkt in einer konstant vertikalen Hauptachse unterhalb des Mittelpunktes der letzteren liegt (selten bei Spumellarien, die Regel bei Phäodarien und Nassularien). Es kann zur Zeit nicht mehr die Rede davon sein, in jenen statischen Momenten die „bewirkenden Ursachen“ der Skelettformen zu sehen oder wie es Haeckel an einer anderen Stelle ausdrückt, in den verschiedenen geometrischen Grundformen der Skelette „das mechanische Resultat eines hydrostatischen Gleichgewichtsgefühles“ der Radiolarien zu erblicken. Vielmehr wird man sich begnügen müssen, wenn es gelingt, wenigstens gewisse Strukturverhältnisse der Skelette als zweckmäßige Anpassungsformen an die jeweiligen Lebensbedingungen nachzuweisen.

Es liegen hierüber aus neuerer Zeit eine ganze Anzahl interessanter Beobachtungen vor, die ihres eminent physiologischen Interesses wegen hier besprochen werden müssen.

Bei den *Tripylea* (*Phaeodaria*) ist nach Brandt die Oberflächenvergrößerung durch Skelettbildungen sehr beträchtlich. „Zahlreiche lange Stacheln, eine weit abstehende aus Stäben zusammengesetzte Gitterkugel oder baumförmige, reich verästelte Fortsätze einer aus zwei Stücken bestehenden Gitterkugel sind einige der hier vorkommenden Typen der Skelettbildung. Bemerkenswert ist es, daß die stab- oder stachelförmigen Teile dieser Tripyleen-Skelette hohl sind, so daß sie bei geringer Schwere dem Wasser einen erheblichen Widerstand entgegensetzen. Die Monopyleen-Skelette sind einachsig ausgebildet. Ihr Schwerpunkt wird also so liegen, daß ihre Hauptachse senkrecht im Wasser steht, und daß die Gitterschalen dem Wasser nicht ihre Breitseite entgegensetzen. Ihr Skelett ist mehr für das Sinken und Steigen eingerichtet, als für eine erhebliche Vermehrung der Schwebefähigkeit. Manche Monopyleen sind aber wieder vorzugsweise im Sinne der Oberflächenvergrößerung angepaßt und zeigen eine starke Ausbreitung in horizontaler Richtung.“ Die überraschende Mannigfaltigkeit der Skelettbildungen, die man endlich bei

Spumellarien trifft, ist nach Brandt wahrscheinlich auch in erster Linie durch die Schwebeanpassung entstanden zu denken. Eine weit abstehende Gitterkugel mit bisweilen sogar verzweigten Stacheln genügt in vielen Fällen im Verein mit den übrigen Schwebeeinrichtungen das Untersinken zu verhindern. Bei anderen bilden sich 2, 3 oder mehr ineinander geschachtelte Gitterkugeln aus oder gewisse Stacheln erfahren eine besondere Entwicklung. So sind zwei sich gegenüberstehende oder vier kreuzweise gestellte Stacheln an der Gitterkugel unzweifelhaft von Vorteil. Bei einer größeren Abteilung, den Discoideen, ist das Skelett derart ausgebildet, daß es als platte Scheibe horizontal im Wasser liegt. Um zu zeigen, wie groß der Reibungswiderstand bei den Radiolarienskeletten zuweilen ist, führt K. Brandt an, daß leere Skelette von *Spongosphaera*, die in einem Glase Meerwasser mehrere Tage, ja wochenlang standen, nicht bis zum Boden des Gefäßes hinab sanken. Die leichten Strömungen, die die ungleiche Erwärmung des Wassers bedingt, genügten, um die Skelette schwebend zu erhalten.

Häcker (31, 32) hat darauf hingewiesen, daß „auch die regulär-polyedrischen Schalenformen, wie sie z. B. bei den Circoporiden vorkommen, eine einfache biologische Erklärung finden. Bei den diesen nahestehenden Castanelliden (*Castanidium Apsteini*) stehen in beinahe allen Knotenpunkten der Gitterschale Radialstacheln, so daß dieselben, besonders in der Umgebung der Pylomöffnung einen dichten Wald bilden. Den Castanelliden gegenüber erscheinen nun die Circoporiden als die spezialisierteren Formen, insofern hier die Zahl der Stacheln verringert wird und gleichzeitig ihre Länge eine Zunahme erfährt. Materialersparnis und die Uebernahme einer neuen Funktion, nämlich derjenigen von Schwebeapparaten, dürften diesen Umformungen zugrunde liegen. Andererseits soll aber auch die Primärfunktion der Radialstacheln als ‚Druckfänger' beibehalten werden und sie müssen daher, um dieser Funktion gerecht zu werden, auf der Schalenoberfläche eine möglichst gleichmäßige Verteilung aufweisen. Das ist aber theoretisch nur denkbar, wenn ihre Anzahl einer der Eckenzahl der regulären Polyeder (4, 6, 8, 12, 20) entspricht. Demnach würde also das Auftreten von regulär polyedrischen Schalenformen bei den Circoporiden und anderen Radiolarien darauf zurückzuführen sein, daß aus statischen Gründen bei möglichster Materialersparnis eine gleichmäßige Verteilung der als Schwebeapparate und Druckfänger dienenden Radialstacheln erzielt werden soll". „Es läßt sich durch einen einfachen Versuch zeigen, daß tatsächlich sternförmigen Körpern, deren Strahlen den Achsen von regulären Polyedern entsprechen, in hohem Maße das Vermögen zukommt, einen einseitig wirkenden Druck auszuhalten und auszugleichen. Wenn man aus einer weichen plastischen Masse, z. B. aus Brotteig, eine Kugel anfertigt, so wird dieselbe, wenn sie gegen einen festen Gegenstand geworfen wird, eine Abplattung erfahren. Wenn man aber z. B. einen regelmäßigen 6-strahligen Körper aus der nämlichen Substanz mit aller Gewalt gegen den Boden schleudert, so wird derselbe keinerlei Abplattung oder Deformation aufweisen" (Häcker).

Bei den sphärischen und eiförmigen Schalen der Challengeriden ist zweifelsohne die Erhöhung des Schwebevermögens, bei den linsenförmigen und überhaupt den abgeplatteten Formen derselben

Familie dagegen die Erleichterung der Vertikalbewegung als das maßgebende Bauprinzip zu betrachten. Der Verringerung des Wasserwiderstandes bei vertikalen Ortsveränderungen dienen vermutlich noch verschiedene andere Einrichtungen.

Bei *Challengeria Naresi* (Häcker) ist ähnlich wie bei manchen Concharíden der Schalenrand kielförmig verjüngt, bei einer Reihe von anderen Formen (33, p. 285, Fig. F *i*) ist dagegen der Rand der im ganzen linsenförmigen Schale mit einem Kranz radiär gerichteter Stacheln besetzt, welche zusammen mit der von ihnen getragenen Sarkodefalte gleichfalls die Rolle eines Kieles spielen dürften. „Die Annahme, daß die Randstacheln zur Vergrößerung der Reibung dienen und wie die Stacheln vieler anderer Tripyleen, die Bedeutung von Schwebeapparaten haben, ist deshalb hier auszuschließen, weil darüber wohl kein Zweifel bestehen kann, daß die Schale mit ihrer Hauptachse senkrecht im Wasser steht und demnach wenigstens die aboral gelegenen Stacheln in die Richtung der Schwerkraft selber fallen" (Häcker).

Auch die Acanthometriden besitzen in ihrem Stachelapparat eine vortreffliche Schwebeeinrichtung und es spielt dabei die besondere Anordnung der Stacheln nach dem Müllerschen Gesetz eine wichtige Rolle.

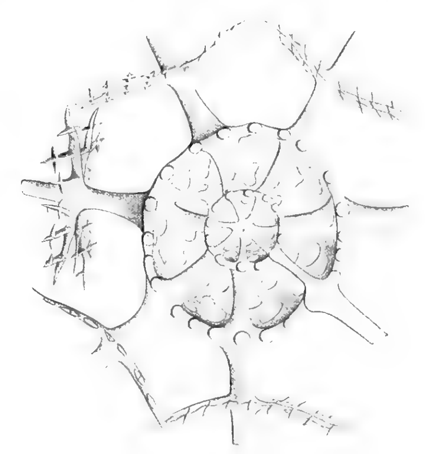
Denkt man sich um eine kugelige *Acanthometra* Parallelkreise gelegt, so gehen 4 Stacheln, sich rechtwinklig kreuzend, durch den Aequator, je 4 weitere treten in der oberen wie in der unteren Hemisphäre durch den Wendekreis und endlich treten die letzten zweimal 4 durch den oberen, bzw. unteren Polarkreis. Alle Stacheln stehen mithin wagrecht oder schräg im Wasser, kein einziger aber senkrecht, denn die beiden Pole sind frei von Stacheln (K. Brandt).

Eine solche Anordnung ist für das freie Schweben von großer Wichtigkeit. Da die Aequatorialstacheln wegen ihrer völlig wagrechten Stellung dem Wasser am meisten Reibungswiderstand entgegensetzen, so sind auch allein diese in besonderer Weise ausgebildet bei den Acanthostauriden (wo alle 4 Aequatorialstacheln die übrigen 16 bedeutend an Größe übertreffen), bei den Amphilonchiden (bei denen 2 Aequatorialstacheln mehr oder weniger stark im Gegensatze zu den übrigen 18 ausgebildet sind), bei den Lithopteriden (die an den 4 Aequatorialstacheln zahlreiche leiterartige Fortsätze aufweisen, während die anderen 16 schwächer und einfach sind) usw. Die Mannigfaltigkeit der Acanthometriden-Skelette ist von diesem Gesichtspunkte aus verständlich. Die schwierige Frage, wie die erstaunliche Formenmannigfaltigkeit der Radiolarien überhaupt trotz der großen Einförmigkeit der Lebensverhältnisse hat entstehen können, wird in dieser Weise wenigstens teilweise zu beantworten sein (K. Brandt).

Es finden sich bei den Acantharien-Skeletten noch einige andere Eigentümlichkeiten, durch welche dieselben in funktioneller Hinsicht als die am höchsten differenzierten Skelettbildungen einzelliger Organismen charakterisiert erscheinen.

Ganz im Gegensatz zu allen übrigen Radiolarien sind die 20 großen Stacheln beweglich, indem sie mit den keilförmig zugespitzten proximalen Enden im Zentrum ineinander gestemmt aber nicht verschmolzen sind (Fig. 75). Zu den Stacheln und

Pseudopodien gesellt sich ferner noch ein den Weichkörper rings umspinnender Stützapparat, durch welchen jener an den Stacheln kegelförmig emporgezogen wird, die sogenannten Stachelscheiden bildend. An der Spitze jeder Stachelscheide, dicht unterhalb des distalen Stachelrandes, setzt sich ein Kranz kontraktiler Fäden („Myophrisken" HAECKELS) rings an den Stachel an. Diese Fäden sind wie Muskelfibrillen energischer und rascher Kontraktion fähig (Fig 73). HAECKEL betrachtet die Myophrisken als „hydrostatische Apparate", durch deren Zusammenziehung eine Volumvergrößerung des Calymma bewirkt werde, indem bei der Kontraktion die Stachelscheiden emporgezogen werden. Dementsprechend soll Wasser in die Gallertmasse des Calymma eintreten, wodurch das spezifische Gewicht vermindert werde. Er nimmt an, daß die Acanthometren „willkürlich" ihre Myophrisken kontrahieren, wenn sie im Wasser emporsteigen wollen. „Bei Erschlaffung derselben kollabiert das Calymma durch seine Elastizität, Wasser tritt aus und das spezifische Gewicht wird vermehrt." Man wird aber die Bedeutung der Myophrisken wohl eher darin erblicken dürfen, daß sie die Lage der beweglichen Stacheln fixieren, bzw. wieder herstellen helfen, wenn sie durch mechanische Einwirkungen von außen her seitlich aus der Lage gebracht werden (seitlich anstoßende Fremdkörper, Wasserströmungen etc.). Jede Verbiegung eines Stachels wird notwendig eine Dehnung einer gewissen Anzahl der kontraktilen Fäden zur Folge haben und es liegt nichts näher als anzunehmen, daß gerade dadurch eine Erregung und Kontraktion der gedehnten Fibrillen herbeigeführt wird, wodurch der verbogene Stachel in seine ursprüngliche Lage zurückgeführt wird.


Fig. 75. *Pantopelta icosaspis* (HKL.). Gerüst im Durchschnitt.

Wir haben bisher bloß die grobmorphologischen Hauptbestandteile der kieselschaligen Radiolarien sowie der Acanthometren, wie sie uns als Gitterschalen, Radialstacheln, Sagittalringe usw. entgegentreten, in ihrer biologischen Bedeutung gewürdigt, ohne auf die in vielen Fällen, namentlich aber bei den Tripyleen (Phäodarien) in außerordentlicher Mannigfaltigkeit entwickelten Appendikularorgane, d. h. jene feineren Strukturelemente Rücksicht zu nehmen, welche sich als Dornen, Ankerhaken, bedornte Endpolster, Endknöpfchen oder Endschirme (Spathillen) der Stacheln und anderer Skeletteile darbieten. Wichtige und interessante Aufschlüsse über den biologischen Wert dieser Gebilde verdanken wir V. HÄCKER, welcher das reiche Material der „Valdivia-" und „Gauss"-Expeditionen untersuchen konnte. HAECKEL sowie auch DREYER haben seinerzeit die Ansicht ausgesprochen, daß jene Appendikularorgane teilweise zum Schutz, zum Teil dagegen auch als Fang- oder Haftapparate zum Zurückhalten anschwimmender Nahrungspartikelchen dienen, eine

Ansicht, die von vornherein nicht unwahrscheinlich schien, da Beobachtungen von SCHAUDINN und RHUMBLER (66, 68) vorliegen, denen zufolge Globigerinen und andere Foraminiferen mit ihren Pseudopodien Copepoden fangen und deren Weichteile extrathalam verdauen. Zu einer wesentlich verschiedenen Auffassung gelangte HÄCKER. Er fand, „daß bei denjenigen tiefebewohnenden Aulacanthiden (kieselschalige Phäodarien), deren Stacheln mit gezähnelten Endscheiben oder Spathillen bewehrt sind, dann aber auch bei zahlreichen anderen Tripyleen, welche Spathillen, bedornte Endpolster oder Endknöpfchen besitzen, ein äußeres, die Gallerte oder das Calymma umgebendes Häutchen über sämtliche Stachelenden wie ein Baldachin oder Zelttuch herübergespannt ist und von den Spathillen bzw. Endpolstern gleichsam getragen wird (Fig. 76).

Infolgedessen ragen denn auch die Stachelenden mit ihren Appendikularorganen gar nicht frei über die Oberfläche des Weichkörpers hervor, sondern werden, wie die Fig. 76 erkennen läßt, von dem extracalymmalen Sarkodehäutchen kuppenartig überwölbt. Von dieser äußersten, die Stachelenden umschließenden Plasmaschicht hat man sich die Pseudopodien ausgehend zu denken. Auch BÜTSCHLI gibt an, daß bei *Coelothamnus Davidoffi* „die ganze wasserklare Gallerte das gesamte Skelett bis zu den äußersten Spitzen der Strahlen umhüllt". Es ist klar, daß unter diesen Umständen die Appendikularorgane überhaupt nicht als Fangapparate fungieren können, sondern offenbar lediglich als Träger und Stützen des extracalymmalen Sarkodehäutchens dienen, während die Spathillen und Endpolster Haftorgane darstellen, welche eine stärkere Befestigung jener Haut ermöglichen. HÄCKER hält es für wahrscheinlich, „daß sich speziell an den Zähnchen der Spathillen Verstärkungsfasern ansetzen, die nach Art der Stützfaden der Acantharien in die Membran ausstrahlen und den Linien stärksten Zuges entsprechen".

Wenn so der ganze Stachelapparat der Radiolarien „als ein von mechanischen Bauprinzipien beherrschtes Gerüst" angesehen werden kann, „welches jener membranartigen Außenschicht bei Druck und Stoß als ein federndes Widerlager dient", so durfte man die Hoffnung hegen, auch gewisse Details des Skelettbaues und namentlich Unterschiede in der Entwicklung der Appendikularorgane, wie sie sich bei einer und derselben Radiolarienart je nach dem Fundort, sowie bei verschiedenen Arten derselben Gattung finden, dem Verständnis wenigstens von biologischen Gesichtspunkten aus näher zu bringen. Es war hier vor allem an die Möglichkeit einer Beeinflussung des Skelettbaues durch die wechselnde Beschaffenheit des äußeren Mediums zu denken. In der Tat ist es nun V. HÄCKER gelungen, derartige Beziehungen wirklich festzustellen, indem er zeigen konnte, „daß bei verschiedenen aus dem Warm- und Kalkwasser, aus den Oberflächen- und Tiefenschichten stammenden Aulosphäriden und Sagosphäriden die durch Temperatur und Salzgehalt bestimmte innere Reibung des Wassers einen Faktor darstellt, welcher die Gestaltung des Skelettes in eingreifender und regelmäßiger Weise beeinflußt".

Schon WESENBERG-LUND (84) hat darauf aufmerksam gemacht, daß

bei einer ganzen Reihe anderer Planktonorganismen gewisse zugunsten der Schwebefähigkeit vorhandene Schalenfortsätze temporär um so länger werden, je geringer das spezifische Gewicht des umgebenden Wassers gleichzeitig ist. Die im Sommer erzeugten Individuen von Cladoceren, Rotatorien und Peridineen haben in dem spezifisch leichteren Sommerwasser größere Fortsätze, als die in kälterer

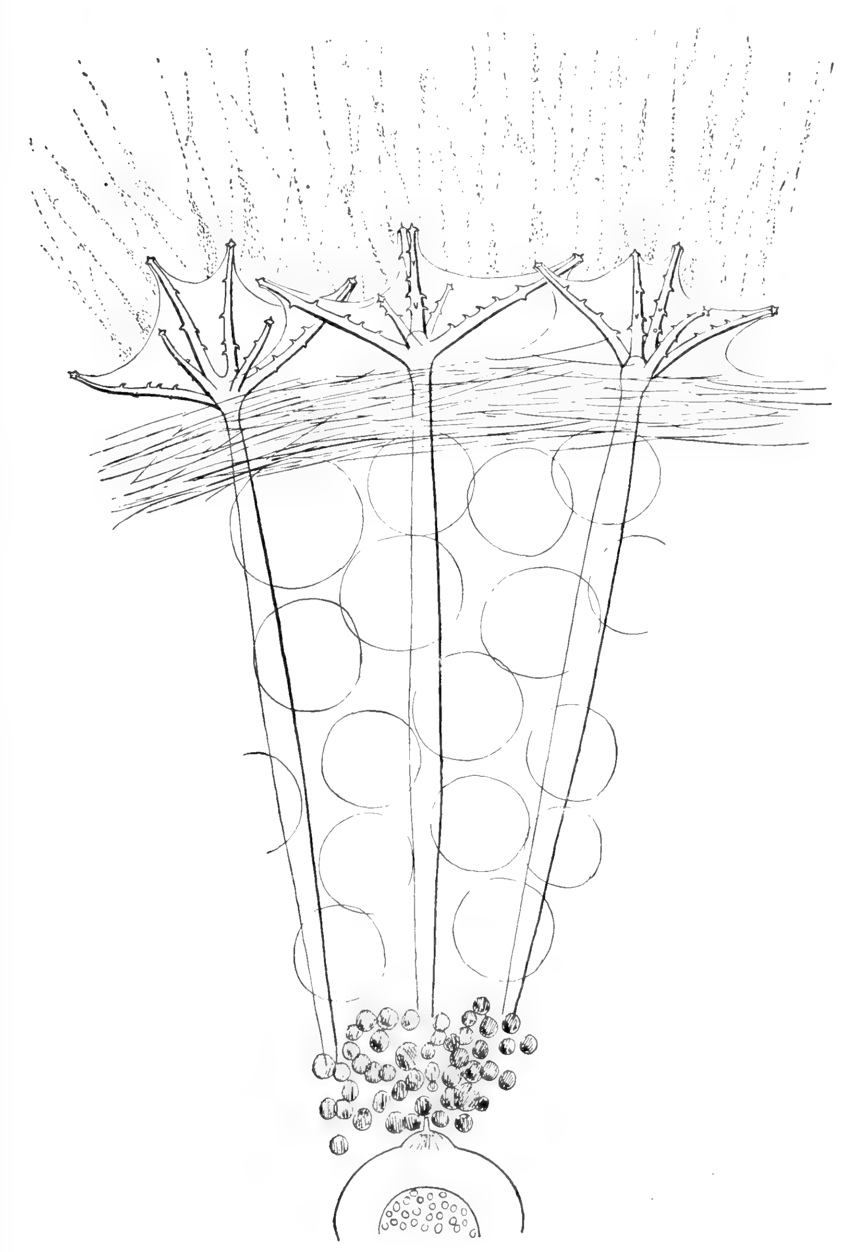


Fig. 76. *Aulographis dentata.* Ein Sektor des Skelettes. (Nach V. Häcker.)

Jahreszeit in spezifisch schwererem Wasser heranwachsenden Individuen. Auch Chun (23) lenkte die Aufmerksamkeit auf die Größenverschiedenheit der Fortsätze von marinen Ceratien in verschieden temperierten Meeresströmungen und ist gleichfalls zu dem Resultat gekommen, daß die Schwebefortsätze dieser Dinoflagellaten um so größer werden, je geringer das spezifische Gewicht des Seewassers ist. Rhumbler hält dasselbe auch für die Stacheln pelagisch lebender Foraminiferen (*Globigerina*, *Orbulina*, *Hastigerina*) für wahrscheinlich.

„Das Skelett der Aulosphäriden und Sagosphäriden stellt eine einfache Gitterschale dar, welche bei den ersteren aus hohlen Tangentialröhren besteht, die polygonale, in der Regel dreieckige Maschen bilden und in den Knotenpunkten durch radiär gestellte Septen voneinander getrennt sind (Fig. 77), bei den letzteren dagegen (Fig. 80) aus soliden dünnen sehr elastischen Balken, welche ebenfalls zu dreieckigen Maschen zusammentreten, aber in den Knotenpunkten zu ganglienartigen Anschwellungen verschmelzen. Auf diesen Gitterschalen erheben sich nun bei den meisten Formen die Radialstacheln. Diese sind mit Terminalästen, Seitendornen und Seitenästen versehen, welche bald spitz auslaufen, bald mit Spathillen, dornigen Endknöpfen oder Endpolstern ausgestattet sind und eine Neigung zu quirlförmiger Anordnung zeigen."

Vergleichen wir nun hinsichtlich der Skelettbildung zwei Arten der Gattung *Auloscena* miteinander, von denen die eine, *A. verticillus*, gleichzeitig eine Bewohnerin des polaren Kaltwassers und der größeren Tiefen der wärmeren Meere ist, während die andere *A. pelagica*, bisher nur in den Oberflächenschichten des tropischen Indik mit dem Planktonnetz gefischt wurde, so prägt sich zunächst ein gewissermaßen fundamentaler Gegensatz, mit welchem wahrscheinlich alle anderen Unterschiede direkt oder indirekt zusammenhängen, in der Größe der beiden Formen aus. Der Durchmesser der Kaltwasser- und Tiefenform beträgt etwa 3, derjenige der planktonischen Warmwasserform 1,3 mm. Noch auffallendere Volumunterschiede finden sich auch bei Arten der Gattung *Challengeria*. So beträgt der Längendurchmesser der tiefenbewohnenden *Ch. Naresi* das 6—7-fache des Durchmessers der ihr entsprechenden planktonischen Art *Ch. xiphodon*. Aber auch ein und dieselbe Art bietet außerordentlich auffallende Größenunterschiede je nach dem Fundort. Eine der bekanntesten Formen unter den Tripyleen, *Aulacantha scolymantha* Haeckel, zeigt aus dem Mittelmeer (Messina, Neapel) einen Durchmesser von 1—2 mm und lebt in einer Tiefe von 50—100 m. Dagegen fand Häcker im „Valdivia"-Material ausschließlich aus größeren Tiefen (400—1000 m) stammend eine viel größere Form (3—4 mm Durchmesser) mit derbem Weichkörper und derbem Skelett. Außerdem ließ sich vielfach auch eine deutliche baldachinartig von den Stacheln getragene extracalymmale Sarkodehaut nachweisen, welche bei der Mittelmeerform nicht erkennbar war. Ein sehr auffallendes Beispiel für die Größenunterschiede zwischen oberflächlichen und ausgesprochenen Tiefenformen liefern auch zwei Arten der Gattung *Circoporus*. Die Zwergform *C. sexfuscinus* wurde von der „Valdivia" im tropischen Atlantik sowie im Indik in Tiefen von 0—200 m gefischt, während der große *C. sexfurcus* aus Tiefen von 1000—1500 m heraufgeholt wurde (Fig. 78).

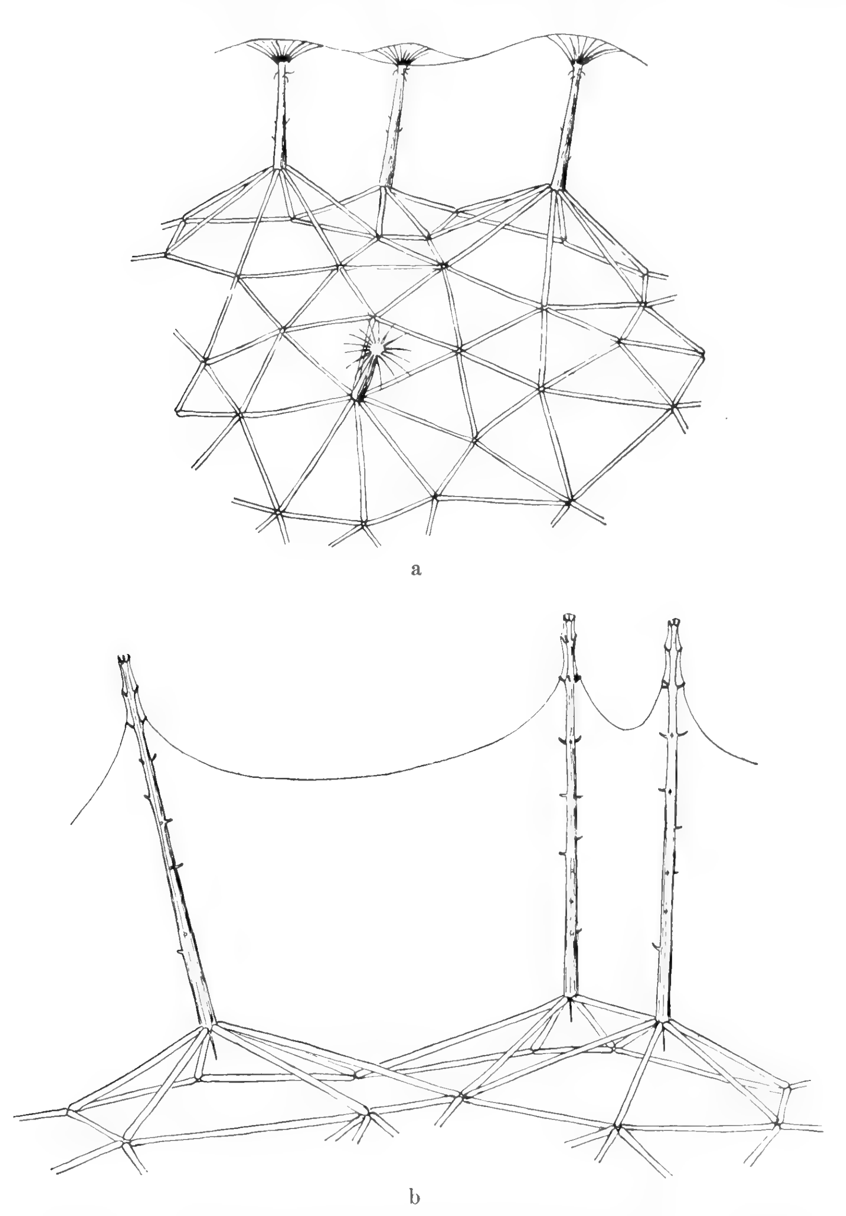


Fig. 77. a Eine Gruppe von Pyramiden von *Auloscena verticillus.* b Eine Pyramidengruppe von *Auloscena pelagica.* (Nach V. Häcker).

Nach Chun (l. c.) läßt sich die Sinkgeschwindigkeit eines Körpers in einem flüssigen Medium durch die folgende Formel ausdrücken:

$$\text{Sinkgeschwindigkeit} = \frac{\text{Uebergewicht}}{\text{Formwiderstand} \times \text{innere Reibung}}$$

Dabei ist unter „Uebergewicht“ die Differenz zwischen spezifischem Gewicht des sinkenden Körpers und dem der Flüssigkeit verstanden.

Veränderungen desselben werden bei Temperaturänderungen für das Schweben von keinem erheblichen Belang sein, da ja das spezifische Gewicht des Wassers und des wasserreichen sinkenden Körpers sich in gleichem Sinne und außerdem nur wenig ändern. Um so wesentlicher wird aber der Form- oder äußere Reibungswiderstand sein, der mit abnehmendem Volum und zunehmendem Querschnitt wächst. „Bei geringer Dichtigkeit und bei geringer innerer Reibung (spezifische Zähigkeit) des Wassers ist es für den schwebenden Organismus zweckmäßig, sein Volum einzuschränken und durch Vergrößerung des Querschnittes oder durch Bildung von Fortsätzen den äußeren Reibungs-

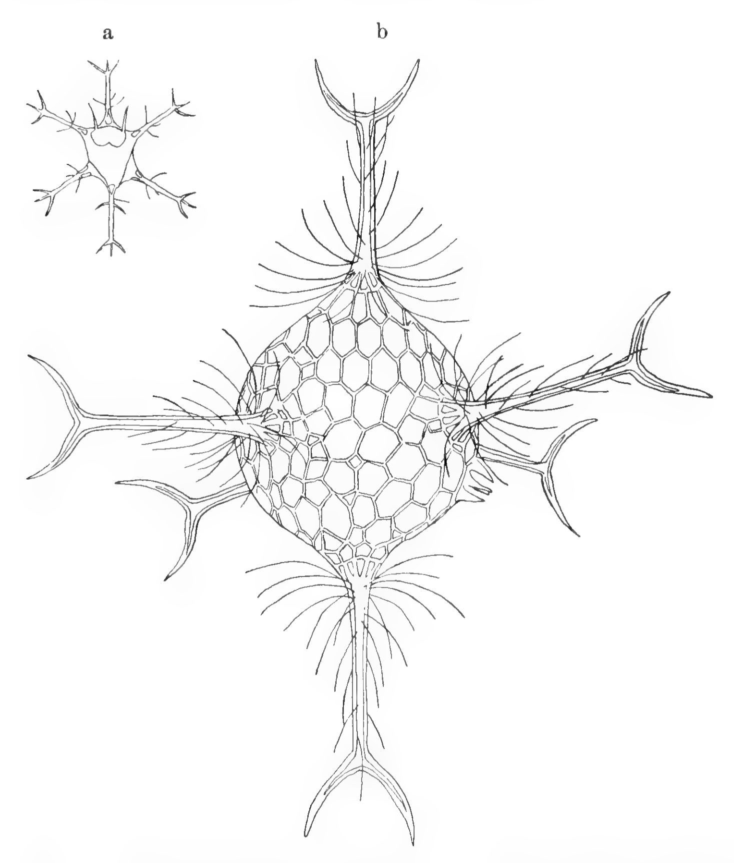
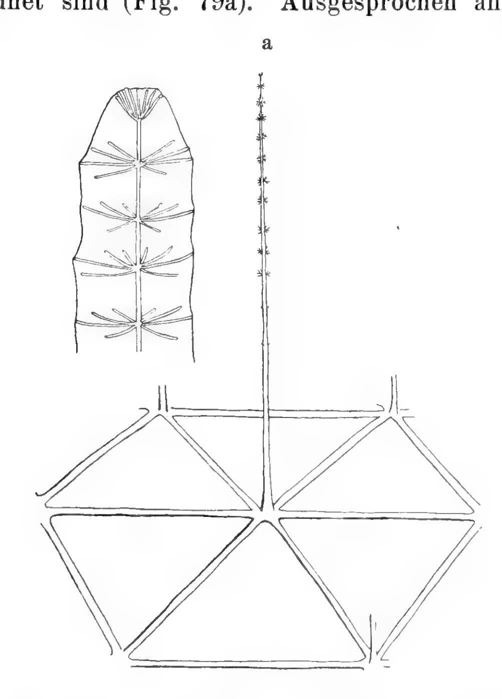


Fig. 78. a *Circoporus sexfuscinus* Haeckel, b *Circoporus sexfurcus* Haeckel. a Oberflächenform aus dem Indik, b Tiefenform aus dem Atlantik. (Nach V. Häcker.)

widerstand zu erhöhen. Bei größerer Dichtigkeit und bei größerer innerer Reibung des Wassers dagegen ist es für den Organismus möglich, im Interesse des Nahrungserwerbes oder des Schutzes das Volum erheblich zu steigern und auf besondere Schwebeeinrichtungen in Gestalt von stab- und stachelförmigen Bildungen zu verzichten. Da nun die Dichtigkeit und insbesondere die innere Reibung des Wassers in bekannter Weise vom Salzgehalt und von der Temperatur abhängig sind (die innere Reibung nimmt sehr rasch ab mit steigender

Temperatur, sie nimmt zu mit steigendem Salzgehalt), so ist ganz allgemein zu erwarten, daß innerhalb einer bestimmten Gruppe von Formen die Bewohner von salzarmem und von warmem Wasser ein verhältnismäßig kleineres Volumen aufweisen und mit besonderen Schwebeapparaten ausgestattet sind, daß dagegen die Bewohner von salzreichem oder auch von kaltem Wasser beträchtlich größere Dimensionen erlangen und weniger Wert auf die Ausbildung von stachelartigen Fortsätzen legen (HÄCKER).

„Noch mehr als die Größe des ganzen Tieres wird die feinere Struktur des Skelettes von der Dichtigkeit und inneren Reibung des Wassers beeinflußt. Betrachten wir die Form der Radialstacheln bei den beiden oben genannten Arten von *Auloscena* (Fig. 77). Bei *A. verticillus* erhebt sich auf dem pyramidenförmigen Sockel (Fuß) ein konischer mit zahlreichen Seitenästen und Dornen versehener Schaft, welcher seinerseits eine Krone von langen zugespitzten Terminalästen oder Armen trägt. Bei *A. pelagica* dagegen entbehren die Radialstacheln der Krone, dagegen sind sie unregelmäßig bedornt und in ihrer distalen Hälfte mit 4—5 Quirlen versehen, deren jeder aus 3 leicht gebogenen geknöpften Aesten besteht. Einen ganz ähnlichen Bau weisen die außerordentlich zierlichen Stacheln der in den Oberflächenschichten des Mittelmeeres vorkommenden *Aulosphaera elegantissima* auf, wo zahlreiche Astquirle regelmäßig übereinander angeordnet sind (Fig. 79a). Ausgesprochen ähren- oder traubenförmige



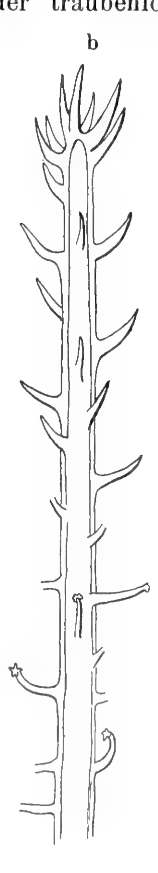


Fig. 79. a *Aulosphaera elegantissima*. Oberflächen- und Warmwasserform. Ein Stachel, daneben das Ende desselben stark vergrößert. b Stachelende von *Aulodendron heteracanthum*.

Stacheln finden sich bei den Gattungen *Aulacantha* und *Aulodendron*, z. B. *Aulodendron heteracanthum*“ (Fig. 79b).

„Gegensätze ganz ähnlicher Art, wie sie uns eben der Vergleich von *A. verticillus* und *A. pelagica* geliefert hat, finden sich auch innerhalb der Familie der Sagosphäriden. So sind bei *Sagenoscena irmingeriana* sowie bei *S. lampadophora* (Fig. 80a) typischen Kaltwasserformen, die Radialstacheln ebenso gegliedert wie bei *Auloscena verticillus*. Die extracalymmale Sarkodehaut spannt sich auch hier gleichmäßig über die einzelnen Kronen weg, indem sie gewissermaßen den Spitzen der Arme folgt und nur zwischen den einzelnen Radialstacheln flache Einsenkungen bildet. Das Gegenstück zu *Auloscena pelagica* bildet *Sagoscena elegans* mit quirlförmig am Schafte der Radialstacheln angeordneten Seitenästchen (Fig. 80b). Die äußerste Sarkodehaut legt sich wie bei *A. pelagica* scheidenartig um die einzelnen quirltragenden Aeste herum, so daß infolge der großen Zahl von Apikalstacheln eine sehr beträchtliche Oberflächenvergrößerung erzielt wird“ (Häcker).

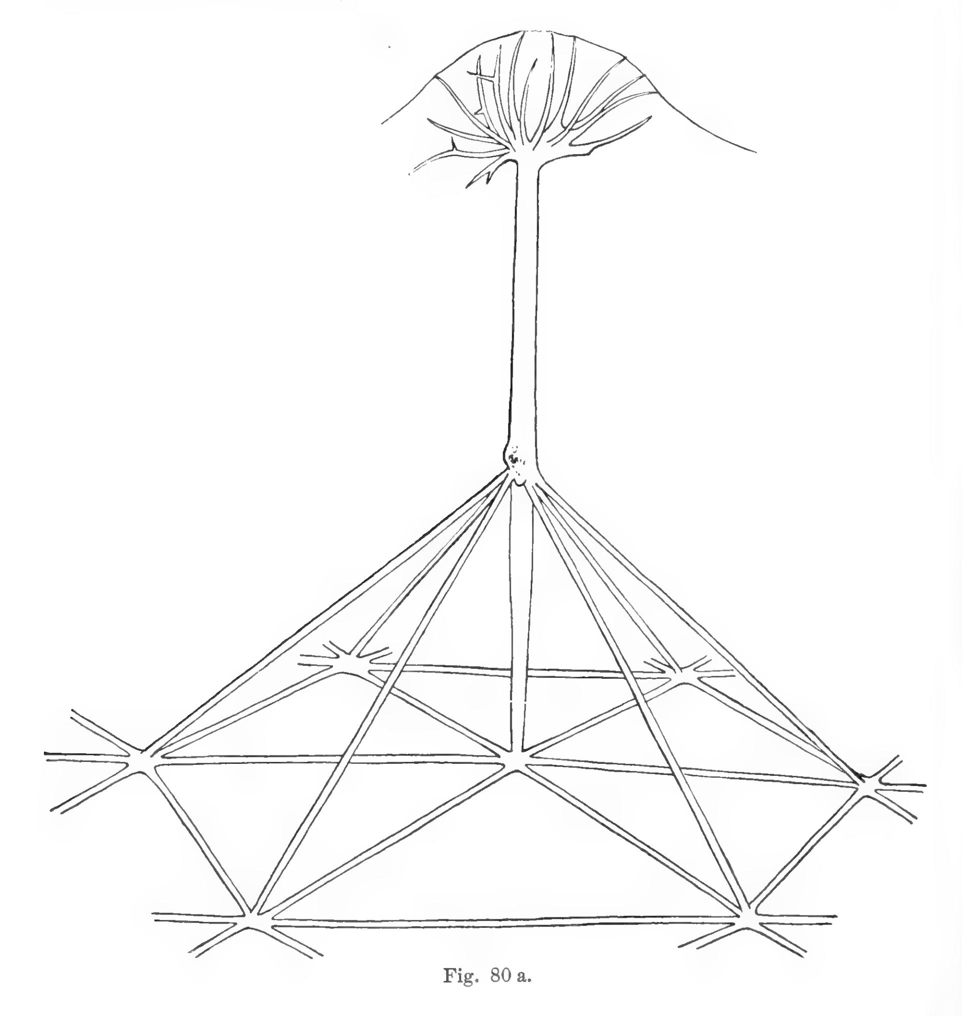


Fig. 80 a.

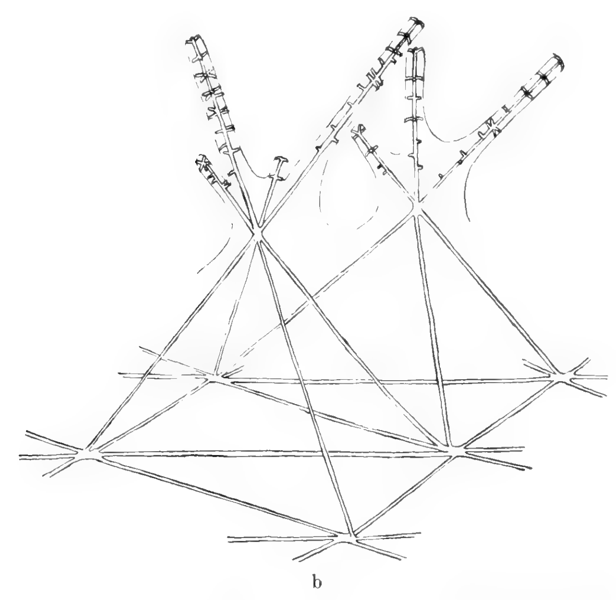


Fig. 80. a Ein Zelt von *Sagenoscena irmingeriana* (Kaltwassertiefenform). b Zelte von *Sagoscena elegans* (Oberflächenform).

„So sehen wir bei den gewöhnlichen Tripyleenfamilien zwei Bauprinzipien zur Anwendung kommen, die auch sonst in der Organismenwelt eine wichtige Rolle spielen und insbesondere in den Blütenständen der Pflanzen ihr getreues Gegenstück haben, auf der einen Seite in den verschiedenen Formen der Dolden, auf der anderen Seite in Aehren, Trauben und Rispen." Die Aehnlichkeit ist um so bemerkenswerter, als es sich, wie HÄCKER bemerkt, weder um entwicklungsgeschichtliche Homologien noch um funktionelle Analogien, sondern um konstruktive Uebereinstimmungen viel allgemeinerer Natur handelt.

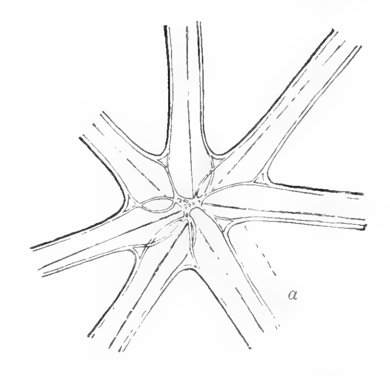


Fig. 81. Stern aus der Gitterschale von *Auloscena verticillus*. Bei (*a*) spaltet sich die Röhrenwandung in 2 Lamellen, von denen sich die äußere als Gelenkkapsel auf die benachbarte Röhre überschlägt, die innere in die Bildung des Astralseptums übergeht. (Nach V. HÄCKER.)

Einer besonderen Erwähnung bedarf noch die Art und Weise, wie bei *Auloscena*-Arten die eine Schalenpyramide zusammensetzenden Hohlstäbe in der Spitze miteinander verbunden sind (Fig. 81). Es erinnern die betreffenden Verhältnisse an die schon früher geschilderte Verkoppelung der 20 Radialstacheln der Acanthometren im Zentrum des Zellkörpers. Nur liegen die Dinge im vorliegenden Falle noch etwas verwickelter. Nach HÄCKER „spaltet sich eine kurze Strecke, bevor je zwei benachbarte Skelettröhren zusammenstoßen,

die Wand derselben und während die inneren, dünneren Lamellen je ein Septum zwischen zwei Stäben bilden, schlägt sich die äußere, dickere Lamelle von einer Röhre zur anderen herüber und bildet auf diese Weise eine Verbindung, welche am besten mit einer Gelenkkapsel zu vergleichen ist". Bei der großen Elastizität besonders der dünnen Lamellen der Stäbe fungiert die ganze Einrichtung tatsächlich als eine Gelenkverbindung (Radgelenk Häcker). Ueber die sämtlichen Radialstacheln ist bei *A. verticillus* eine verhältnismäßig derbe und widerstandsfähige extracalymmale Sarkodehaut ausgespannt, die in erster Linie den Ueberdruck des äußeren Mediums auszuhalten hat.

Suchen wir nun zu einem Verständnis der biologischen Bedeutung des ganzen komplizierten Stachelbaues im gegebenen Falle zu gelangen, so ist ohne weiteres einleuchtend, daß die dreifache Gliederung in Krone, Schaft und Fuß besonders geeignet erscheint, den Widerstand zu erhöhen, welchen die Stacheln bei Anstößen irgendwelcher Art dem auf die Sarkodehaut ausgeübten Radiär- oder Tangentialdruck entgegensetzen. „Wirkt nämlich ein von irgendeiner Seite herkommender Druck auf irgendeinen Punkt der Weichkörperoberfläche ein, so wird er zunächst von den elastischen Armen der Krone aufgenommen. Dabei bringt es die große Anzahl und regelmäßige Anordnung der Arme mit sich, daß ein von außen kommender Druck auf größere Bezirke der Oberfläche verteilt und dadurch die Haut vor einseitiger Derangierung oder Durchbohrung bewahrt wird. Indem ferner der von den Armen aufgenommene Druck auf den Schaft und Fuß weitergeleitet wird, erfolgt abermals eine Verteilung seiner Wirkung, wobei die nachgiebige Beschaffenheit der Skeletteile sich in zweierlei Richtungen geltend machen dürfte. Einmal sind (besonders bei den Sagosphäriden) sämtliche Skeletteile biegsam, so daß z. B. bei schräg wirkendem Druck die Streben der einen Seite sich gegen das Zentrum der Pyramide ausbiegen können. Zweitens spielen bei der Aufnahme und Verteilung des Druckes zweifellos die gelenkartigen Verbindungen der Hohlstäbe bei *Auloscena* eine wichtige Rolle".

„Das durch die *Auloscena*-Stacheln dargestellte dreigliedrige System läßt sich daher, wenn wir zunächst nur die Beanspruchung auf Radiärdruck ins Auge fassen, mit einem als ‚Stempel' funktionierenden Balken vergleichen, durch welchen die provisorischen Bretterwände eines im Bau begriffenen Stollens gegeneinander abgestützt werden." „Sehr naheliegend ist ferner der Vergleich mit den Stützwurzeln vieler Pflanzen, insbesondere den sogenannten Stelzenwurzeln der Mangrovebäume" (Häcker).

Aber nicht nur in bezug auf die Ausgestaltung der einzelnen Radialstacheln lassen sich bei den genannten Radiolarienfamilien ganz auffallende Anpassungen an die Lebensbedingungen erkennen, sondern bei *Sagenoscena irmingeriana* treten solche auch in den gegenseitigen Beziehungen der Stacheln deutlich hervor. „Während in den Seitenteilen der Gitterschale die benachbarten Radialstacheln vollkommen freistehen und eine regelmäßige Anordnung zeigen, sind dieselben am stumpfen Pol des birnförmigen Körpers großenteils paarweise, manchmal auch zu dreien verkoppelt und zwar durch tangentiale Balken, welche die Spitzen der Pyramiden miteinander verbinden (Fig. 82). Auch kommt es vor, daß hier außer dem axialen Stab auch noch ein oder zwei Pyramidenstäbe sich über die Spitze hinaus verlängern und Kronen tragen. Noch ausgeprägter treten die genannten Differenzierungen

am spitzen Pole hervor. Hier sind sämtliche Pyramidenspitzen untereinander durch Tangentialbalken verbunden, so daß das Skelett an dieser Stelle im wesentlichen den Bau eines Fachwerkes aufweist, in welchem die eigentliche Gitterschale die innere Gurtung, die Pyramidenstäbe die Füllungsglieder oder Streben und die Tangentialbalken die äußere Gurtung darstellen." „Durch diese tangentiale Verkoppelung der Pyramidenspitzen wird offenbar eine seitliche Ver-

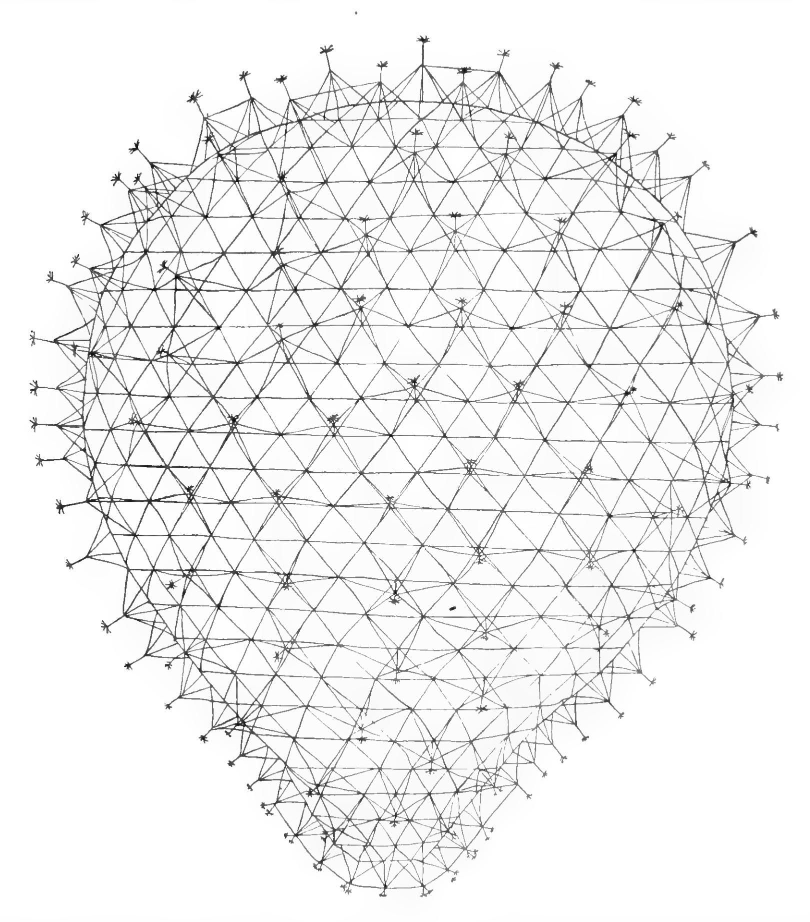


Fig. 82. *Sagenoscena irmingeriana.* Birnförmiges Individuum mit ungleich differenzierten Polen. (Nach V. HAECKER.)

steifung der Radialstacheln bewirkt und durch die Vermehrung der Kronen die Zahl der Stützpunkte für die Sarkodehaut vergrößert. Warum dies gerade an den beiden Polen geschieht, ist ohne weiteres einleuchtend, wenn man eine Fähigkeit zu vertikalen Ortsbewegungen (Sinken und Steigen) voraussetzt. Dabei haben die vorausgehenden Pole einen größeren Druck zu überwinden, als die seitlichen Partien der Wandung, und so sehen wir hier eine bedeutende Verstärkung des Stützskelettes zur Anwendung gelangen" (HÄCKER).

Wenn man Radiolarienformen mit so wunderbaren Skelettbildungen,

wie sie z. B. die von Haeckel zuerst beschriebene, auch zu den Tripyleen (Phäodarien) gehörige *Coelospathis ancorata* darbietet, mit Rücksicht auf deren funktionelle Bedeutung betrachtet (Fig. 83), so könnte man wohl berechtigte Zweifel hegen, ob die zu zierlichen Büscheln geordneten Ankerfädchen im wesentlichen auch nur

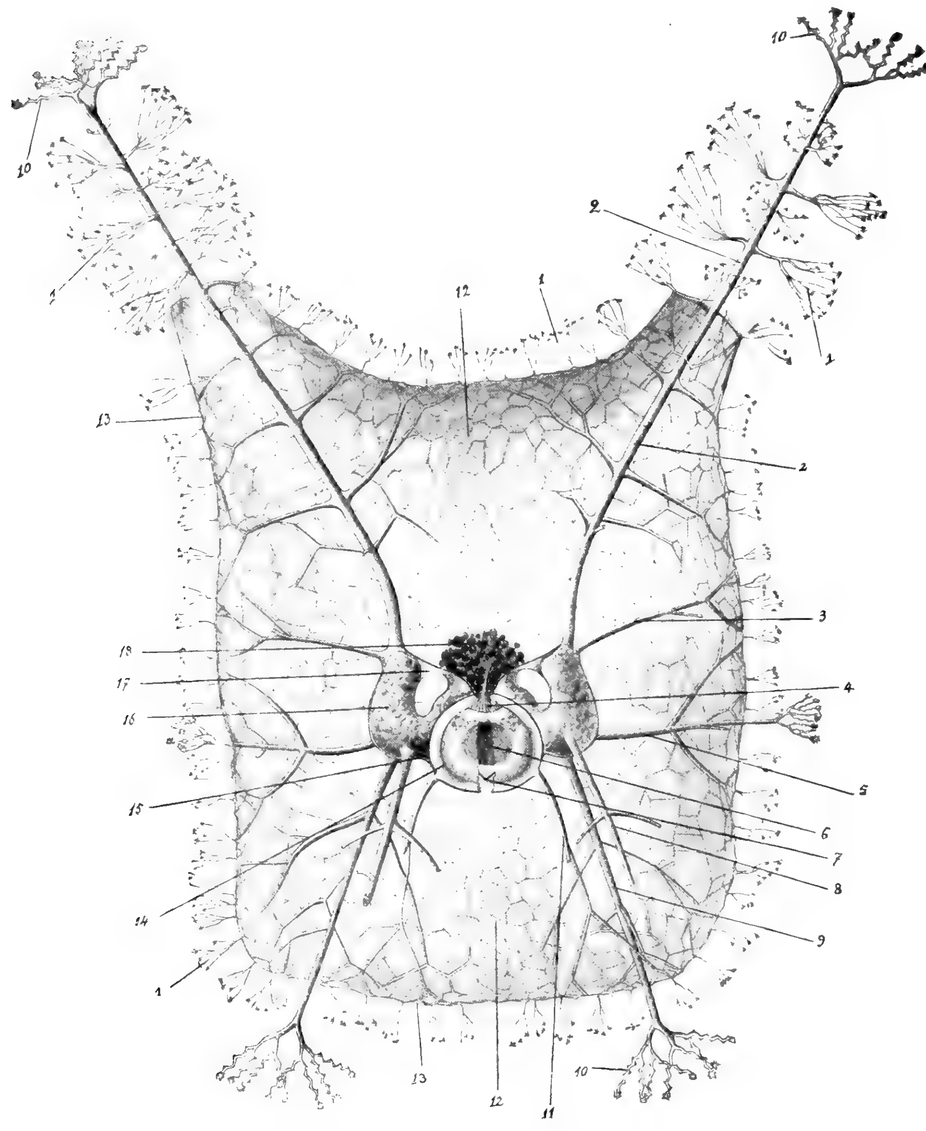


Fig. 83. *Coelospathis ancorata* (Haeckel). Lateralansicht. *1* Spathillen (Ankerpinsel), *2* vordere (orale) Griffelröhre, *3* vordere dichotome Kieselröhre, *4* Strahlendeckel mit „Rüssel" (die Hauptöffnung der Zentralkapsel (*14*) verschließend), *5* äquatoriale Griffelröhre, *6* großer Kern in der Zentralkapsel, *7* Ränder der beiden Klappen der inneren Gitterschale, zwischen ihnen der frontale Schalenspalt, *8* und *9* hintere Griffelröhren, *10* Terminalästchen der Griffelröhren, *13* äußerer Gittermantel mit den Spathillen *16* „Helm". (Nach Haeckel.)

Stützapparate für den Weichkörper darstellen. Die von HAECKEL vermutete Bedeutung dieser Gebilde als Fangapparate erscheint hier auf den ersten Blick keineswegs unwahrscheinlich. Indessen gelangte HÄCKER (31) bei Untersuchung verschiedener Arten von Cölographiden der Valdivia-Ausbeute, sowie der mit ähnlichen Ankerfädchen ausgestatteten Cannosphäriden dennoch zu der Ueberzeugung, daß es sich tatsächlich nur um Stützapparate handelt, welche teils der extracalymmalen Sarkodehaut, teils dem den Gallertmantel durchsetzenden Plasma eine größere Widerstandskraft gegen mechanische Anstöße verleihen. Es gelang ihm sogar, die so merkwürdigen helmförmigen Anhänge der Zentralkapselschale (Helm, galea) zu deuten: sie dienen „als ein Postament für die Radialstacheln und gleichzeitig als ein vorübergehendes Depot für die Verdauungsvakuolen (Phäodellen) und damit als eine Art Verdauungsraum; ihre besondere Gestalt ist bedingt durch die ungleiche Entwicklung der einzelnen Radialelemente und also indirekt durch die Gestalt und die statischen Verhältnisse der ganzen Zelle".

„Bei den Cannosphäriden besteht das Skelett aus zwei konzentrischen Schalen, von denen die äußere aus tangential gelagerten, in 5- oder 6-seitigen Maschen angeordneten Hohlstacheln besteht (Fig. 84) und in ihren Knotenpunkten die verschieden gestalteten Radialstacheln trägt, während die innere ein mit einer Hauptöffnung versehenes, bald solides, bald siebartig durchlöchertes Gehäuse bildet. Beide Schalen sind durch sehr dünne Hohlröhren (die Radialbalken) miteinander verbunden. Dieselben bilden die direkten Fortsetzungen von warzenförmigen Erhebungen der inneren Schale und setzen in den Mittelpunkten der leicht geknickten Tangentialbalken der äußeren Schale an."

Das ganze System entspricht also im wesentlichen denjenigen „Konstruktionen der Ingenieurmechanik, welche als ‚Fachwerke' bezeichnet werden, und zwar können die beiden Schalen mit der äußeren und inneren ‚Gurtung', die Radialbalken mit den ‚Füllungsgliedern' und zwar speziell, da sie die Gurtungen unter rechtem Winkel treffen, mit sogenannten ‚Ständern' verglichen werden" (HÄCKER). Die Ankerfädchen nun finden sich im vorliegenden Falle an zwei verschiedenen Stellen des Skelettes vor. „Zunächst sitzen etwas längere Fädchen mit derberen Ankern gruppenweise den Tangentialröhren der Außenschale auf, und zwar in der Weise, daß die 2 oder 3 Fädchen einer Gruppe auf der Außenfläche der Röhren nebeneinander, also jeweils auf einem kreisförmigen Zylinderschnitt angeordnet sind. Im Gegensatz zu diesen, im wesentlichen eine radiale Stellung einnehmenden äußeren Ankerfädchen befinden sich etwas zierlichere Gebilde der gleichen Art an den distalen Abschnitten der Verbindungsstäbe. Dieselben stehen zu 3, 4 oder 5 quirlförmig beieinander und zeigen im allgemeinen eine tangentiale Richtung." Daß es sich nun hier sicher nicht um Fangapparate handelt, geht schon daraus hervor, daß sie, wie die Untersuchung des Weichkörpers zeigt, gar nicht frei liegen, indem auch bei *Cannosphaera* der ganze Körper nach außen von einer verhältnismäßig derben über die Radialstacheln in Form eines Baldachins ausgespannten Sarkodehaut umhüllt wird. „Diese extracalymmale Sarkodehaut bildet zwischen den einzelnen Radialstacheln tiefe Einbuchtungen und erreicht so das Niveau der äußeren Anker, von denen sie in ähnlicher Weise gestützt

wird, wie die Haut anderer Formen von den Spathillen und bedornten Endpolstern“ (Häcker).

Wenn die bisher erwähnten Tatsachen schon vollauf geeignet scheinen, durch die bis in kleinste Einzelheiten gehende Zweckmäßigkeit des Skelettbaues unser Erstaunen nicht minder, wie die Bewunderung der Schönheit und Mannigfaltigkeit der Formen hervorzurufen, so bieten die Schalenverschlüsse der ebenfalls zu den Tripyleen gehörigen Concharíden doch wohl das Komplizierteste und

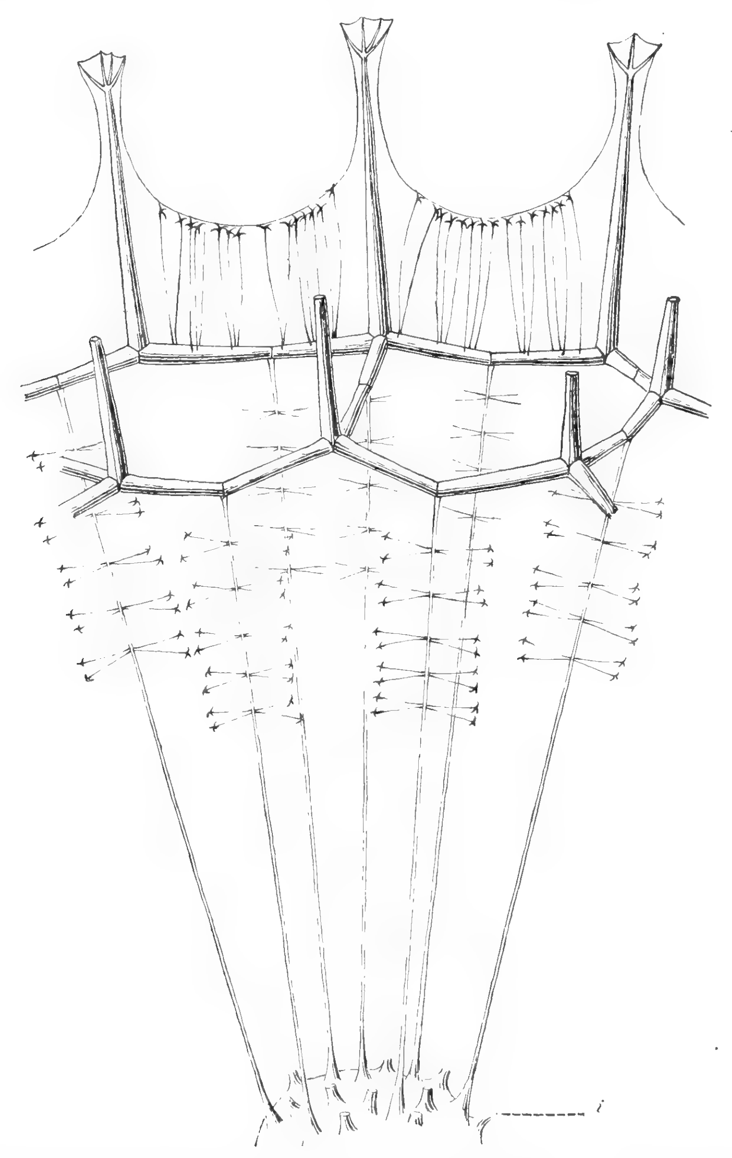


Fig. 84. Teil eines Skelettes von *Cannosphaera antarctica*. *a* äußere Gitterschale, *i* innere Gitterschale. (Nach V. Häcker.)

zugleich, wie HÄCKER sich ausdrückt, Raffinierteste, was in bezug auf zweckmäßige Strukturen an Radiolarienskeletten bis jetzt bekannt geworden ist. „Es handelt sich hier um Einrichtungen, welche die Schloßbildungen der Muscheln an Kompliziertheit bei weitem übertreffen, ja selbst die Schlösser der Trigonien und Rudisten werden durch sie vollkommen in Schatten gestellt". Wie schon HAECKEL erkannte, sind die beiden Halbschalen der Conchariden so miteinander verbunden, daß die beiden die Schalenränder besetzenden Zahnreihen ineinander greifen wie etwa die Finger einer gefalteten Hand. Es läßt sich nun nach der Schilderung HÄCKERS zeigen, daß in der Regel die Zähne der einen Schale mit denen der anderen durch eine doppelte Führung verbunden sind, und zwar wird speziell bei *Conchoceras* (Fig. 85a) die erste Führung gebildet durch bandförmige Laschen, welche die Wurzeln der Zähne an der Innenseite der Schalen

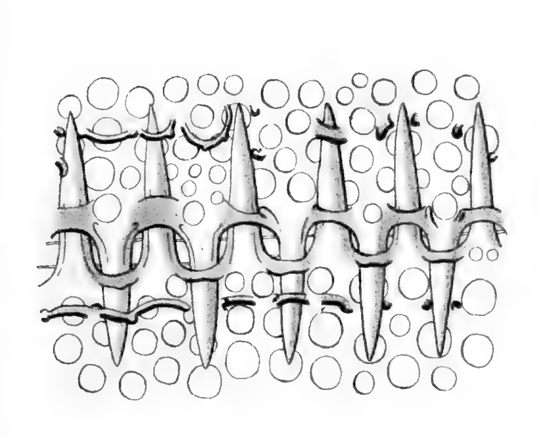


Fig. 85a.

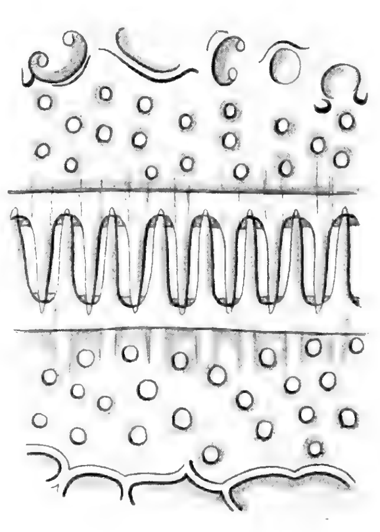


Fig. 85b.

Fig. 85a. Schalenschloß von *Conchoceras caudatum*. Die erste Führung wird durch bandförmige Laschen, die zweite rechts großenteils durch Spangen, links durch paarig angeordnete Höcker gebildet. (Nach V. HÄCKER.)

Fig. 85b. Schalenschloß von *Conchopsis orbicularis*. Die Schalen sind etwas geöffnet. Die erste Führung wird durch kontinuierliche, die Zahnwurzeln überbrückende Leisten gebildet. (Nach V. HÄCKER.)

miteinander verbinden, die zweite dagegen jederseits durch eine Reihe von paarig angeordneten, gegen den Schalenraum vorspringenden Höckern oder Pfeilern oder aber auch durch dünne Spangen, welche wie Brückenbogen über die Poren setzen. Die ganze Einrichtung ist eine derartige, daß die beiden Halbschalen bei Vergrößerung des Weichkörpers etwas voneinander weichen können, ohne daß sie ihren Zusammenhalt verlieren.

Bei *Conchopsis* (Fig. 85b) wird die innere Führung durch eine zusammenhängende, über die ganze Reihe von Zahnwurzeln gelegte ‚Deckleiste' gebildet und die Zähne sind vielfach so kurz, daß sie die zweite Führung überhaupt nicht erreichen.

4. Aetiologie der Radiolarienskelette.

Wenn die biologische Betrachtung der Radiolarienskelette einen verhältnismäßig befriedigenden Einblick in die verwickelten Beziehungen zwischen Sklelettbau und dem umgebenden Medium zu liefern vermochte, so stehen wir leider in bezug auf die bei der Bildung der Skelette maßgebenden ätiologischen Momente noch fast ganz auf dem Boden der Hypothese. Es ist dies kaum zu verwundern, wenn man berücksichtigt, daß über die Entwicklung der Radiolarienskelette noch fast gar keine Beobachtungen vorliegen und daß doch nur auf diesem Wege eine gesicherte Grundlage für theoretisch entwickelte Vorstellungen gewonnen werden kann.

Schon E. Haeckel hat an verschiedenen Stellen seiner Schriften sich über die Aetiologie der Skelettformen bei Radiolarien geäußert, indessen läßt sich ein klares Bild seiner eigentlichen Meinung aus den zerstreuten Bemerkungen kaum gewinnen. Sieht man von der früher schon erwähnten, den Boden der Erfahrung verlassenden Ansicht ab, wonach die verschiedenen geometrischen Grundformen der Radiolarienskelette das „mechanische Resultat eines hydrostatischen Gleichgewichtsgefühles“ der betreffenden einzelligen Organismen sein sollen, so gewinnt es den Anschein, daß Haeckel Kristallisationsprozessen einen maßgebenden Einfluß auf die Gestaltung der Radiolarienskelette zuschreibt. Schon in der Generellen Morphologie (p. 157) weist er darauf hin, daß bei gewissen Radiolarienformen das ganze Skelett „gewissermaßen weiter nichts ist, als ein System von verkörperten Kristallachsen, wobei diese ‚organisierten Kristallformen‘ den verschiedenen Systemen angehören, welche auch der Mineralog unterscheidet“. Damit steht in Uebereinstimmung, daß Haeckel die Skeletteile der Radiolarien nicht direkt durch eine chemische Umwandlung der Plasmanetze und Pseudopodien, sondern durch Sekretion entstehen läßt und die Skelette direkt als „geformte Sekrete“ bezeichnet. „Indem die gelöste Skelettsubstanz (Kiesel, Acanthin) aus dem flüssigen in den festen Zustand übergeht, werden ihre Moleküle nicht in das Plasma eingelagert, sondern von ihm abgelagert.“

Ganz abgesehen davon, daß eine typische Kristallform des ganzen Skelettes keineswegs sehr verbreitet vorkommt, entbehrt die erwähnte Auffassung Haeckels schon aus dem Grunde der Berechtigung, weil die Kieselerde in den betreffenden Skeletten überhaupt nicht kristallinisch vorkommt.

Ungleich besser begründet schien eine von Dreyer (24–26) aufgestellte mechanische Erklärung der Radiolarienskelette. Wenn man auch, so wie die Dinge augenblicklich liegen, kaum wird behaupten dürfen, daß Dreyers Auffassung für alle Formen paßt, so fügen sich doch anscheinend zahlreiche Fälle ohne Zwang der Theorie. Freilich ist nicht zu vergessen, daß, solange wir nicht über ausgedehntere Erfahrungen auf dem Gebiete der Ontogenie der Radiolarien-Skelette verfügen, die Auffassung Dreyers einen hypothetischen Charakter besitzt. „Die Lehre von der Skelettbildung der Radiolarien ist eben, wie Häcker bemerkt, noch nicht aus dem spekulativen Stadium in das deskriptive, geschweige denn in das experimentell-entwicklungsphysiologische übergetreten.“

Es handelt sich bei Dreyers Theorie um den Versuch, die Ent-

stehung der Kieselskelette jener wunderbaren planktonischen Lebensformen auf Gesetze der Flüssigkeitsmechanik zurückzuführen. Schon früher war davon die Rede, daß in den allereinfachsten Fällen, ehe es zur Bildung zusammenhängender Skelette kommt, vielfach vereinzelte, meist nadelförmige Kieselgebilde (Spicula) auftreten, welche ganz lose dem extrakapsulären Plasma eingelagert sind und meist dem Typus der sogenannten Vierstrahler entsprechen oder sich doch aus ihm herleiten lassen. Man versteht darunter ein System nadelförmiger Gebilde, die gleiche Winkel zueinander bildend von einem zentralen Radiationspunkt in der Richtung der Achsen eines Tetraëders ausstrahlen, meist aber so zusammengeordnet sind, daß von jenem gemeinsamen Knotenpunkt zunächst 3 (Basal-) Strahlen in gegenseitigen Winkelabständen von 120° abgehen, während sich darauf senkrecht der vierte (Apikal-)Strahl erhebt.

Typische Vierstrahlergerüste finden sich vor allem bei den Spumellarien und Nasselarien, und zwar stehen die Spicula in den einfachsten Fällen in gar keinem Zusammenhang (Fig. 72, 1). Neben eigentlichen Vierstrahlern, und zwar bei einer und derselben Art, kommen auch dreistrahlige Spicula (Dreistrahler) vor, sowie ganz unverzweigte nadelförmige Elemente (Stabnadeln), andererseits aber auch Formen, welche die Stufe der morphologischen Individualität eines Vier- oder Dreistrahlers überschreiten, so vor allem Doppel-Vierstrahler. „An einem Querbalken kann man 2 Vierstrahlerzentren unterscheiden, indem von jedem Ende desselben nach entgegengesetzter Richtung 3 Basalstacheln ausstrahlen, der verbindende Mittelbalken selbst ist der bei den Vierstrahlern gemeinsame Apikalstrahl.“ Zuweilen geht die Vergrößerung der Spicula noch weiter, indem durch fortgesetzt immer streng nach dem Typus des Vier- resp. Dreistrahlers erfolgende Verzweigung der Stacheln reich verästelte, hirschgeweihartige Skelettstücke entstehen (Fig. 72, 2). Die Bildung einer kugeligen Gitterschale aus vereinzelten Vierstrahlern, wie sie für viele der Ordnung der Spumellarien angehörigen Arten charakteristisch ist, ließe sich nun leicht verstehen, wenn man annehmen dürfte, daß jene Vierstrahler miteinander in bestimmter Weise verwachsen können.

Denken wir uns vierstrahlige Spicula gleichmäßig und dicht über den kugeligen Weichkörper verteilt, und zwar so, das ihre drei Basalstacheln der Oberfläche desselben tangential aufliegen, die Apikalstacheln radiär nach außen gerichtet sind, und stellen wir uns dann vor, daß die Basalstacheln der benachbarten Vierstrahler miteinander verschmelzen, so haben wir eine Spumellarien-Schale vor uns. Das von den Basalstrahlen gebildete Gitterwerk derselben bildet polygonale Maschen, in jedem Knotenpunkte stoßen 3 tangentiale Balken unter dem charakteristischen Dreistrahlenwinkel von 120° zusammen und senkrecht aus jedem Knotenpunkte kann sich ein Radialstachel entsprechend dem Apikalstachel des Vierstrahlers erheben. Jeder Knotenpunkt des Balkenwerkes der Schale entspricht einem Vierstrahlerzentrum, dem Radiationspunkt eines morphologischen Vierstrahlerindividuums (Fig. 72, 3). Oft sind dann die Netzmaschen zu unregelmäßigen Sechsecken verzogen oder völlig abgerundet; auch ist die Dicke der Balken des Netzes außerordentlich verschieden (Fig. 72, 3, äußere und innere Schale).

Bei außerordentlich vielen monaxonen Formen von Nasselarien

bildet ein einziges, dann allerdings riesig entwickeltes Kieselspiculum das stützende Sklelett des Weichkörpers. So fungiert bei manchen Plectoideen lediglich ein Dreistrahler als Stütze der Zentralkapsel (Fig. 86), bei anderen bildet ein Doppelvierstrahler das Gerüst und sehr häufig findet man den typischen Vierstrahler vertreten (Fig. 86).

Als Beispiel, wie sich auf Grundlage eines einzigen großen Vierstrahlers auch Schalengitter entwickeln, so daß aus dem „Skelett" ein „Gehäuse" wird, sei auf die beistehende Fig. 86e verwiesen. Häufiger noch ist der Vierstrahler mit sagittalem Ring der Ausgangspunkt solcher Gitterschalenbildung (vergl. Fig. 74a, e). Die fundamentale Bedeutung,

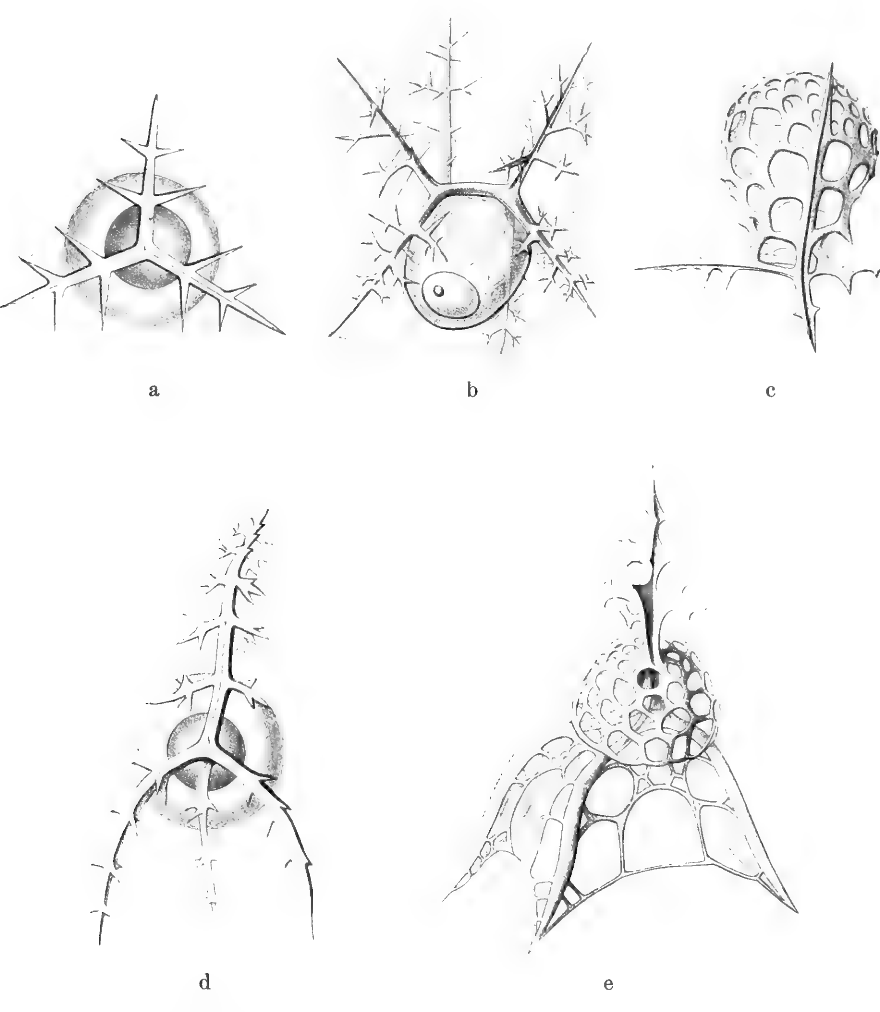


Fig. 86. Phäodarienskelette, deren Grundlage ein Drei- oder Vierstrahler bildet. a *Triplagia primordialis* Haeckel, b *Plagonium sphaerozoum* Haeckel, c *Peridium spinipes* Haeckel, d *Plagoniscus tripodiscus* Haeckel, e *Trepocyrtis plagoniseus* Haeckel.

welche, wie die vorstehende freilich nur ganz unvollständige Uebersicht der unermeßlich reichen Formenwelt der Radiolarienskelette zeigt, dem Typus des Drei- und vor allem des Vierstrahlers für die Gerüstbildung zukommt, hat Dreyer dazu geführt, nach einer mechanischen Erklärung dieser auffallenden Tatsache zu suchen, und wie er sich ausdrückt, „die Aetiologie des Vierstrahlertypus festzustellen“. Ein Weg hierzu schien gegeben zu sein, wenn man als formende Ursache die Blasenspannung eines Flüssigkeitsschaumes annimmt. Schon bei oberflächlicher Betrachtung der Struktur schaumiger Massen fallen bestimmte Gesetzmäßigkeiten ihres Aufbaues in die Augen.

Das für die Stellung der Zwischenwände eines Blasengerüstes fundamentale Prinzip, aus welchem sich alle Einzelfälle ableiten lassen, ist das Prinzip der kleinsten Flächen. Die Lamellensysteme ordnen sich so an, die einzelnen Lamellen krümmen sich in der Weise, daß die Summe der Oberflächen aller unter den gegebenen Verhältnissen ein Minimum wird. Die treibende Kraft ist die Oberflächenspannung.

In jeder Kante eines solchen Schaumwerkes stoßen 3 Wände zusammen, welche ebenso viele Blasenräume scheiden. In jedem Eckpunkt stoßen 4 Blasenräume, 4 Kanten und 6 Wände zusammen. Die durch das Prinzip der Minimalfläche resp. die Oberflächenspannung bedingte Stellung der Blasen und ihrer Wände ist also gerade die als Voraussetzung des Vierstrahlers postulierte; die Kanten und Wände des Zwischenwandsystems eines Blasengerüstes folgen in ihrer Anordnung dem Vierstrahlertypus. Sind die 4 ein Vierstrahlerzentrum umlagernden Blasen gleich groß (Fig. 87ab), ihre Wände eben ausgespannt und von gleichem Flächenraum, dann sind auch alle am Vierstrahlerzentrum liegenden Winkel gleich groß und die entsprechenden Kanten verkörpern die Achsen eines regulären Vierstrahlers. Sind die Blasenwände, wie es bei wässerigen leicht beweglichen Flüssigkeiten der Fall ist, sehr dünn, so bildet das Vierstrahlernetz der Kanten ein System von Linien, die keine nenenswerte Dickenausdehnung besitzen. Die Verhältnisse ändern sich aber, sobald die Blasen unter eine gewisse Grenze der Größe heruntergehen und die Flüssigkeit dicker und zäher wird. „Dann bleibt in den Blasenwänden mehr Material haften. Dasselbe verteilt sich jedoch nun nicht mehr gleichmäßig in den Wänden, um dieselben etwa zu überall gleichdicken Platten zu verstärken, die scharfkantig aneinanderstoßen und die Formverhältnisse der dünnen Blasenhäute bewahren, sondern die Verteilung und Anlagerung des überschüssigen Materials geschieht ungleichmäßig, wenngleich streng gesetzmäßig, insofern, als in erster Linie die Eckpunkte, in zweiter Linie die Kanten als Attraktionszentren der Anlagerung wirken. Das überschüssige Material ist bestrebt, die Ecken und Kanten der Blasenräume auszufüllen, die letzteren auszurunden. Es ist klar, daß durch die Ausrundung gerade das Vierstrahlersystem begünstigt und noch mehr ausgeprägt wird. Ist nur wenig überschüssiges Material vorhanden, so daß nur die Ecken ausgefüllt werden, so bilden sich um die Radiationspunkte der Kanten resp. der Vierstrahlerachsen kleine Tetraëder mit konkav eingebogenen Flächen (Fig. 87b). Nimmt das Zwischenmaterial noch mehr zu, so verteilt es sich auch den Kanten

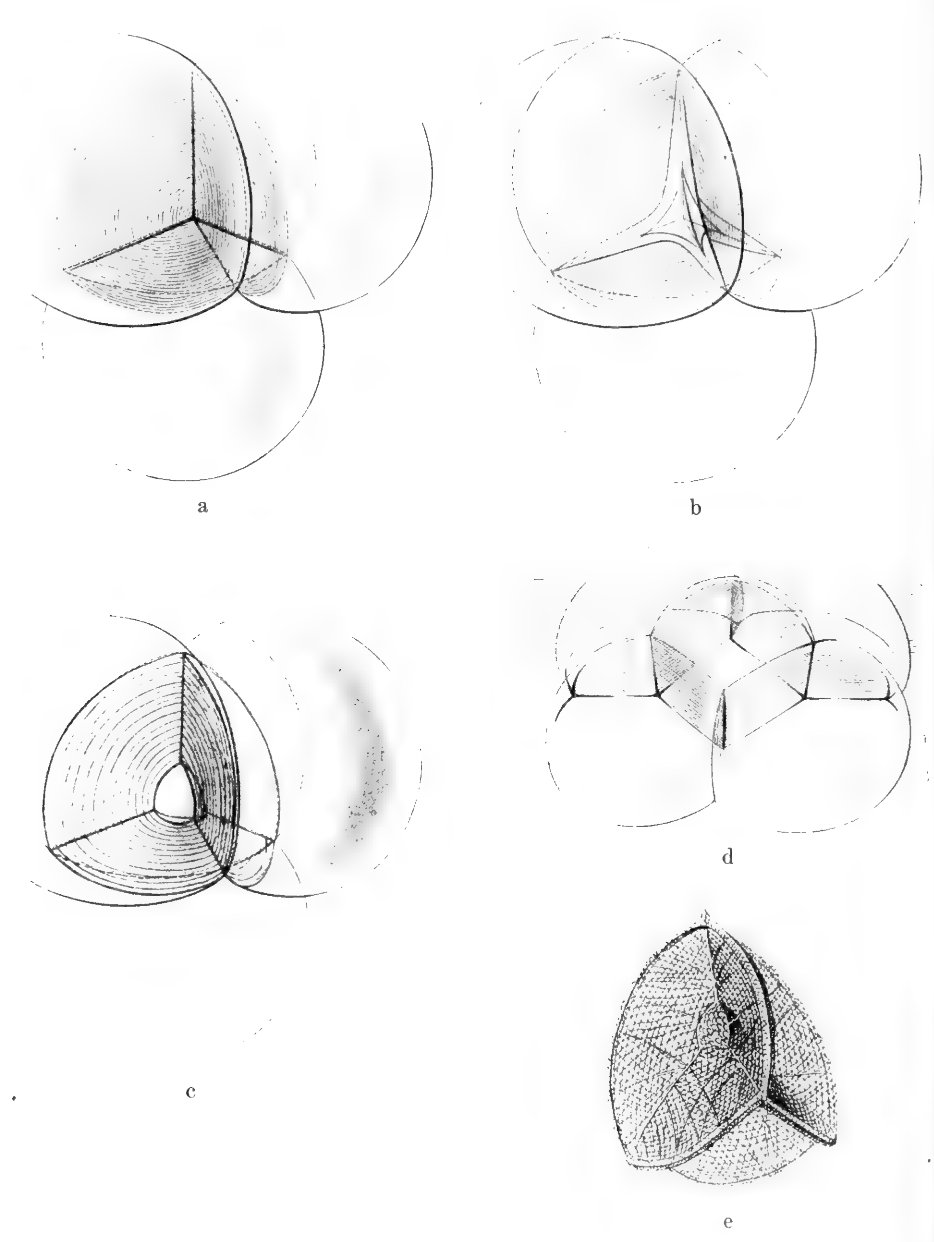


Fig. 87. a Ein Komplex von vier Seifenblasen, die einen Vierstrahler begrenzen. b Modus der Verteilung und Anlagerung überschüssigen Wandmateriales in den Zwischenwänden, demonstriert an einem 4-Blasenkomplex. Aus dem Abrundungsbestreben der aneinandergrenzenden Blasen ergiebt sich eine Begünstigung in erster Linie der Ecken, in zweiter Linie der Kanten der Blasenräume durch die Materialanlagerung. Es entsteht so bei Zunahme des Wandmateriales um den Radiationspunkt des durch die Kanten gebildeten Vierstrahlers ein Tetraëder mit eingebauchten Flächen, der bei event. weiterem Materialzufluß zu einem Vierstrahler mit drei kantigen Armen auswächst. c Komplex von vier großen und einer in der Mitte eingeschlossenen kleinen Blase, dessen Zwischenwandsystem den Bauplan gewisser Radiolarien (e) vorzeichnet. Das Zwischenwandsystem ist wie in (a) und (b) gestreift dargestellt. d 5 Blasen auf ebener Unterlage, an welchen die Bildung von Doppelvierstrahlern zu sehen ist. e *Callimitra Agnesae* Haeckel.

entlang, aus dem Tetraëder entsteht ein Vierstrahler mit dreikantigen Armen resp. ein Tetraëder mit eingebauchten Wänden und langgezogenen Ecken — die charakteristische Grundform des Vierstrahlertypus.

Erinnert man sich nun des vakuolisierten, blasig-schaumigen extrakapsulären Plasmas der Radiolarien (*Calymma*), ein Verhalten, welches schon bei vielen Heliozoen in so charakteristischer Weise hervortritt, so läßt sich leicht verstehen, wie durch Abscheidung von Mineralsubstanz entsprechend den Stellen der stärksten Plasmaanhäufung 3- und 4-strahlige Spicula entstehen könnten.

Entsprechend der zähflüssigen Beschaffenheit, welche dem Rhizopodenplasma im allgemeinen zukommt, würden wir erwarten müssen, daß die Skelettbildung im Verlauf des Kantengerüstes beginnt, weil ja hier die Sarkode sich am stärksten ansammelt. Dementsprechend finden wir auch die Skelettbalken und Stacheln in der Regel dreikantig. Es wird auch leicht verständlich, daß unter Umständen nur drei Kanten oder gar nur eine in den Skelettbildungsprozeß einbezogen wird, wobei Dreistrahler und Stabnadeln entstehen. Andererseits kann die Skelettbildung über den Vierstrahlertypus hinaus zur Bildung von Doppel-Vierstrahlern führen (Fig. 87d) oder zu Spiculis mit 3, 4 und mehr Radiationspunkten. Von diesen zu ausgedehnten zusammenhängenden, nach allen Dimensionen des Raumes sich erstreckenden Gitterbildungen, wie sie z. B. in schönster Ausbildung Fig. 74a zeigt, ist dann nur noch ein Schritt. Man wird zugeben müssen, daß man beim Anblick eines solchen regellosen schwammigen Skelettes fast unwillkürlich den Eindruck „eines in seinen Kanten versteinerten Schaumes“ erhält. Indessen sind solche „mehr oder weniger den ganzen Weichkörper durchsetzende spongiöse Gerüste der Radiolarien gegenüber den aus einer gleichmäßigen Gitterplatte bestehenden, den Weichkörper rings umschließenden Schalen in der Minderzahl.

Ein sehr interessantes Beispiel dafür, daß die Gesetze der Blasenspannung unter Umständen nicht nur die Form der einzelnen Skelett-Elemente, aus denen sich die Schale aufbaut, sondern den gesamten Habitus (Bauplan) der letzteren bestimmen, liefert eine Nasselarien-Gruppe, deren Schalen genau dem Zwischenwandsystem eines Komplexes aus 4 großen Blasen entsprechen, dem noch eine fünfte kleine Blase eingefügt ist, wie es Fig. 87c und e zeigt. Ein Vergleich der beiden Figuren läßt die Annahme kaum noch zweifelhaft erscheinen, daß die Zentralkapsel der mittleren kleinen Blase (Vakuole) entspricht, während sich 4 riesig entwickelte Vakuolen rings um dieses Zentrum ordnen und das extrakapsuläre Plasma auf jene 3 Zwischenwände beschränken.

Ueberblickt man unbefangen die Gesamtheit der Tatsachen, auf welche sich die Reflexionen Dreyers über die Mechanik der Gehäusebildung bei Radiolarien stützen, so läßt sich wohl kaum in Abrede stellen, daß die Annahme, jene zierlichen Kieselskelette seien wenigstens zum Teil als „versteinerte Blasengerüste“ aufzufassen, auf den ersten Blick viel Bestechendes hat. Es hat denn auch diesem Erklärungsversuch nicht an Anerkennung gefehlt. Freilich darf man sich nicht verhehlen, daß Dreyers Hypothese über den Wert einer plausiblen Wahrscheinlichkeitserklärung nicht hinauskommt und in sehr vielen Fällen überhaupt ausgeschlossen erscheint.

Eine Minimalflächenumgrenzung der Gerüste, wie sie Dreyer angenommen hat, läßt sich übrigens, wie Rhumbler (66) bemerkt, bei Radiolarien gar nicht in voller Strenge erwarten, weil ja die Skelette hier innerhalb der Sarkode abgeschieden werden und diese ebensowenig wie bei den Foraminiferen in allen ihren dem Gerüstwerk anliegenden Teilen homogen strukturiert angenommen werden darf. „Das Radiolarienskelett ist allseits in ein homogenes Medium (Sarkode) eingebettet, während die Formaminiferenschalen nur auf der Außenseite an ein praktisch als homogen anzusehendes Medium (Meerwasser) angrenzen. Dadurch vereinfacht sich die mechanische Analyse ganz außerordentlich.“ Ferner muß zugegeben werden, daß, wenn man speziell die Tripyleen (Phäodarien) ins Auge faßt, der Vierstrahler der Häufigkeit seines Auftretens nach nicht entfernt so vorherrscht, wie man es der Hypothese entsprechend erwarten sollte. So dürfte es wohl kaum möglich sein, die biologisch so interessanten Gitterschalen der Aulo- und Sagosphäriden als Schaumstrukturen zu deuten. Es ist ohne weiteres klar, daß auch für die großen langen Stacheln und Stäbe der Acantharien und vieler kieselschaliger Radiolarien sowie die Ringbildungen der Skelette der Nassellarien ein ganz anderer Bildungsmodus bestehen muß, als ihn Dreyer für die Drei- und Vierstrahler und alle daraus abzuleitenden Skelettbildungen annimmt. Kurze und selbst mäßig lange von den Knotenpunkten eines Vierstrahlergerüstes sich erhebende Radialstacheln ließen sich ja wohl noch ohne Zwang auf Zwischenkanten eines Vakuolensystemes beziehen, dies wird aber, wie Dreyer selbst zugibt, ganz unmöglich bei den oft enorm langen und vielfach den ganzen Körperradius durchsetzenden Stachelbildungen, wie sie sich nicht nur bei Radiolarien, sondern auch bei manchen Foraminiferen finden.

Wenn man die ihrer Form nach sehr mannigfaltigen, bald stachel- oder lanzenförmigen, bald baumartig verzweigten oder besenförmigen, immer aber in bezug auf den Zellkörper resp. das ihn sonst umgebende Gerüst radiär angeordneten Anhänge überblickt, so wird man fast unwillkürlich zu der Vermutung geführt, daß dieselben zur Pseudopodienbildung in Beziehung stehen, die ihrerseits wiederum auf Veränderungen der Oberflächenspannung beruht, so daß, wie man sieht, in letzter Linie auch hier die Gesetze der Flüssigkeitsmechanik das eigentlich Formbestimmende sein würden, wenigstens soweit es sich um die allen einzelnen Fällen gemeinsamen Merkmale handelt (Erstreckung in Richtung der Radien, bedeutendes Ueberwiegen der Längendimension). Die spezifischen, der Art eigentümlichen Merkmale der Skleletteleinente sowie die allgemeine Formgestaltung der Skelette sind dagegen hier, wie in allen anderen Fällen an besondere, vorläufig nicht näher präzisierbare Eigentümlichkeiten der lebenden Substanz geknüpft, die weniger in deren physikalischen Eigenschaften als vielmehr in dem jeweils verschiedenen und erblich fixierten Chemismus begründet liegen. Es ist dieser Umstand, wie schon oben erwähnt wurde, nie aus dem Auge zu verlieren, wenn man den Wert „mechanischer“ Erklärungsversuche, wie sie Dreyer und Rhumbler geliefert haben, richtig beurteilen will. Es beruht daher auch, wie ich glaube, auf einem Mißverständnis, wenn V. Häcker es der Dreyerschen Theorie zum Vorwurf macht, daß sie, auch wenn man die Richtigkeit ihres Grundgedankens zugibt, „uns sofort nach den ersten Schritten vor die große physiologische

Unbekannte führt, nämlich vor die spezifische Konstitution des formgestaltenden Protoplasmas". Weder DREYER noch RHUMBLER haben etwas anderes feststellen wollen und können, als die physikalischen Faktoren, welche bei der Gehäuse- und Skelettbildung der betreffenden einzelligen Organismen eine maßgebende Bedeutung besitzen. Die spezifische (chemische) Konstitution der lebenden Substanz aber, deren unendliche Mannigfaltigkeit der Vielheit der Lebensformen entspricht, bleibt nach wie vor als das die Arteigentümlichkeiten Bestimmende von größter Bedeutung, entzieht sich aber leider vorläufig jedem Versuch einer Erklärung. Was die Physiologie bisher von Lebenserscheinungen wirklich zu „erklären" vermochte, das war immer nur die physikalische Seite der Vorgänge. Das eigentlich Charakteristische einer lebendigen Substanz liegt aber vielmehr in ihrer chemischen Konstitution begründet, und wenn wir auch sicher von weiteren Forschungen über den kolloidalen Zustand noch wichtige Aufschlüsse über physiologische Probleme erhoffen dürfen, so ist doch leider vorerst wenig Aussicht vorhanden, dem Rätsel des Lebens, soweit es sich hinter dem Chemismus der lebenden Substanz verbirgt, so bald näher zu treten.

Von diesem Gesichtspunkte aus ist natürlich auch alles das zu beurteilen, was DREYER über die möglichen Beziehungen der großen Hauptstacheln der Radiolarien zu Pseudopodien geäußert hat. Es ist ja selbstverständlich, daß, wenn sich Pseudopodien überhaupt an der Skelettbildung beteiligen, die betreffenden Bildungen radiär zum Zellkörper gerichtet sein müssen. Auch kann die skelettogene Bedeutung mancher Pseudopodien gar nicht bezweifelt werden, wenn man sich der Verhältnisse erinnert, wie sie in, man möchte sagen, stufenweiser Entwicklung bei den Heliozoen gegeben sind. Während sonst Pseudopodien aus strömendem Körperplasma von durchaus gleicher Beschaffenheit gebildet werden, sehen wir bei vielen Heliozoen eine Differenzierung eintreten, indem ein starrer Achsenfaden von leichter flüssiger Sarkode umhüllt wird. „Während bei *Actinosphaerium* die Achsennadeln höchstens bis zur Grenze von Exo- und Endoplasma reichen, sind sie bei *Actinophrys* bereits bis zur Oberfläche des zentral gelegenen Zellkerns vorgedrungen. Bei den meisten Heliozoen, die mit Achsennadeln versehen sind, wachsen dieselben jedoch in zentripetaler Richtung noch weiter, bis sie endlich im Zentrum in einem Knotenpunkt zusammenstoßen" (*Raphidiophrys, Acanthocystis, Actinolophus*), wie es auch für die Radialstacheln aller Acantharien gilt. Im Gegensatz zu diesen letzteren entspringen die großen verkieselten Radialstacheln der übrigen Radiolarien immer von der innersten Gitterschale und kommen daher im Zentrum nicht zur Berührung.

Es lassen sich die Radialstacheln der Acanthometren mit den Achsenfäden der Heliozoen insofern nicht direkt vergleichen, als sie feste dauerhafte Skelettelemente (ein „Achsengerüst") darstellen, bestimmt zu wichtigen mechanischen Leistungen, während die Achsenfäden der Heliozoen mehr oder weniger vergängliche Gebilde sind, die nicht einmal als wirklich starr gelten können. K. BRANDT hat speziell über diesen Punkt Untersuchungen angestellt und gibt an, daß die Festigkeit der Achsennadeln bei Heliozoen sehr wesentlich vom Alter der betreffenden Gebilde abhängt. Während eine Achsennadel in einem eben gebildeten Pseudopodium noch einen

hohen Grad von Weichheit und Plastizität besitzt und bei eventueller Wiedereinziehung des Pseudopodiums leicht wieder resorbiert wird, geht bei älteren Achsennadeln die Wiederauflösung durch die Sarkode nicht mehr so leicht und ist hier und da vielleicht schon ganz unmöglich geworden. „Eine Achsennadel ist eben immerhin weiter noch nichts, wie eine axiale Differenzierung eines Pseudopodiums, ein Teil desselben, der noch in jeder Beziehung von ihm abhängig ist. Selbst das Achsengerüst derjenigen Heliozoen, welche zentral vereinigte Achsennadeln haben, kann sich nicht ohne den Weichkörper halten, mit dem Zerfall desselben fällt es auch der Zerstörung anheim. Bei den Acantharien ist dies anders geworden. Hier haben sich die Achsennadeln zu festen Stacheln umgebildet, die (zwar vielleicht ursprünglich in Pseudopodien entstanden) sich doch von dem Plasmaüberzug derselben emanzipiert haben. Dieselben setzen ein festes Skelett zusammen, das nicht nur dem Weichkörper selbständig gegenübertritt, sondern sogar den letzteren in seinem ganzen Bau hochgradig beeinflussen kann" (Dreyer). Leider ist über die Ontogenie der Acanthometren so gut wie nichts bekannt, so daß über die Genese ihres Achsengerüstes keinerlei Erfahrungen vorliegen und die Ansicht Dreyers, es handle sich bei den Radialstacheln derselben im wesentlichen um eine Fortbildung der Achsennadeln der Heliozoen, lediglich als eine nicht unwahrscheinliche Hypothese bezeichnet werden kann. Er steht damit ganz auf dem Standpunkte Haeckels, welcher auch von einer „Verwandlung radialer Achsenfäden in Acanthinstacheln" spricht.

Einen sehr eigenartigen Bildungsmodus des Skelettes und speziell der Radialstacheln gewisser kieselschaliger Aulacanthiden hat neuerdings Immermann (42, 43) beschrieben. Es handelt sich um Arten der Gattung *Auloclepţes*, bei welcher nicht bloß die Tangentialnadeln, sondern auch die Grundlage der Radialstacheln durch Fremdkörper, nämlich durch die Gehäuse von verschiedenen Diatomeen, gebildet werden. Das Skelett der Aulacanthiden besteht, abgesehen von einem mehr oder weniger dichten Gewebe von hohlen, dünnen Tangentialnadeln, aus einer größeren oder kleineren Zahl von radial gestellten hohlen, im Leben mit Gallerte gefüllten Stacheln, welche mit dem einen Ende der Zentralkapsel lose aufsitzen und nach außen durch mannigfache Hacken- oder auch Blasenbildungen sich auszeichnen. In der Gattung *Aulokleptes* hat Immermann Arten zusammengefaßt, deren Radialstacheln deutlich eine geschichtete Wand erkennen lassen. In der Achse derselben sieht man nun durch die Kieselwand hindurch ganz deutlich teils einzeln, teils in Kettenform aneinandergereiht verschiedene Diatomeen (Fig. 88) (*Rhizosolenia*, *Thalassothrix*, *Synedra*). Letzterenfalls besteht jeder Radialstachel aus einzelnen, mit abgeschrägten Enden aneinanderstoßenden Tuben, während die Tangentialstacheln einfach durch einzelne kürzere Diatomeen-Schalen ersetzt werden. Häcker, welcher diese Beobachtungen Immermanns durchaus bestätigt fand, konnte im Innern der *Aulokleptes*-Stacheln nicht allein eine ganze Reihe von Diatomeen-Arten nachweisen, sondern wiederholt auch Nadeln von anderen Aulacanthiden (*Aulacantha scolymantha* und einer *Aulagraphonium*-Art). „Insbesondere sind es 2 Arten, die sich in dieser Weise mit fremden Federn schmücken, nämlich *Aulo-*

graphis pandora und *Auloceros arborescens*.“ „Ausgehend von diesen Beobachtungen und im Hinblick darauf, daß die Radialstacheln von *Aulokleptes* außerdem durch den Besitz von unregelmäßig verzweigten Terminalästen und eine deutlich geschichtete Wand ausgezeichnet sind, hat nun IMMERMANN bezüglich der Stachelbildung eine neue Hypothese aufgestellt, welche von der DREYERschen erheblich abweicht. Danach soll nach erfolgter Einstellung eines Diatomeengehäuses in die Richtung eines Pseudopodiums die Bildung des Radialstachels in der Weise erfolgen, daß das vor- und zurückfließende Pseudopodium jedesmal, wenn es eingezogen wird, sich mit einem Oberflächenhäutchen an die Fremdkörperunterlage anschmiegt und indem die letztere die Rolle eines Katalysators spielt, jeweils eine neue Kiesellamelle entstehen läßt. Die Entstehung der terminalen

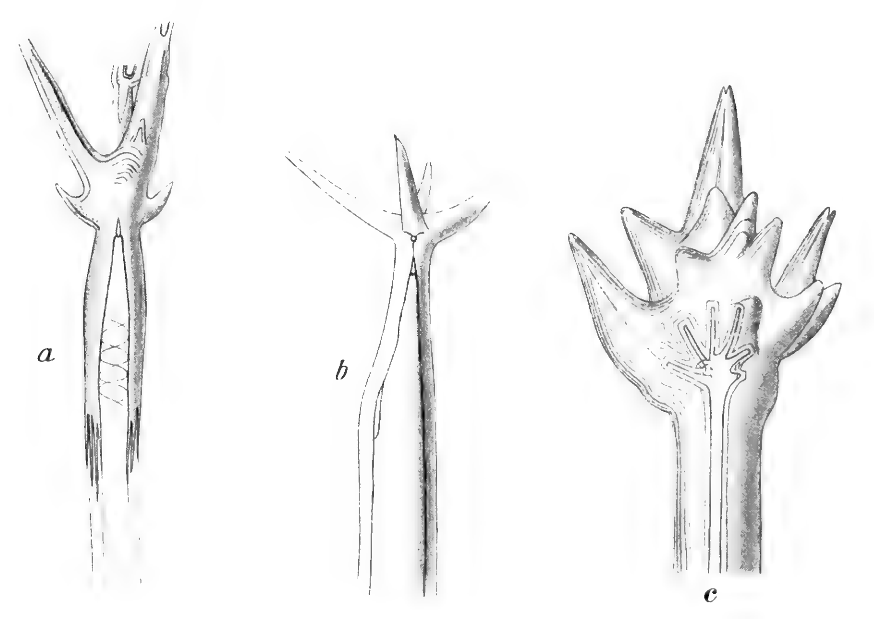


Fig. 88. a und b *Aulokleptes ramosus*. Man sieht in a die eingeschlossene Diatomeenschale, umgeben von einer sekundär abgelagerten Kieselschicht. In b ist die Verkieselung vollendet und die fremde Schale vollkommen amalgamiert. c Stachel von *Aulokleptes flosculus* HAECKEL mit eingeschlossener *Aulographonium*-Nadel. (Nach V. HÄCKER.)

Verzweigung aber erklärt IMMERMANN dadurch, daß beim Einziehen der Pseudopodien unregelmäßige Faltungen des Oberflächenhäutchens entstehen, welche, indem sie erhärten, die Grundlage für die Astbildung abgeben. Als Ausgangspunkt für die Stachelbildung nimmt IMMERMANN Vakuolen an, welche in zentrifugaler Richtung durch die sich ausstreckenden Pseudopodien, in zentripetaler Richtung durch die Kohäsion des gesamten Weichkörpers spindelförmig ausgezogen werden. Er ist übrigens der Ansicht, daß dieser, unter Benutzung einer Fremdkörperunterlage, vor sich gehende Bildungsmodus ein p r i m i t i v e s Verhalten darstellt, und daß bei den übrigen A u l a c a n t h i d e n, welche von *Aulokleptes*-ähnlichen Formen abgeleitet

werden müssen, dieser Prozeß der Nadelbildung ‚durch Vererbung‘ so fixiert worden sei, daß nunmehr die Stacheln auch ohne Fremdkörperunterlage ihre Entstehung nehmen können“ (Häcker), ein bemerkenswertes Beispiel dafür, wie ein an sich wichtiger Befund zu weitgehenden Verallgemeinerungen verleiten kann, die in keiner Weise gerechtfertigt erscheinen.

So interessant die erwähnten Befunde Immermanns auch sind, so kann doch selbstverständlich nicht daran gedacht werden, die Skelett- und speziell die Stachelbildung der Radiolarien von der doch immerhin zufälligen Aufnahme von Fremdkörpern abhängig zu machen. Alles weist vielmehr darauf hin, daß es sich dabei um eine spezifische Leistung der lebenden Substanz des Zellkörpers handelt, welche auch dann zu der für die betreffende Art charakteristischen Skelettbildung führen würde, wenn das Eindringen von Fremdkörpern verhindert würde. In der Tat handelt es sich ja bei den von Immermann beobachteten Fällen um Ausnahmen, denn in der ungeheuren Mehrzahl der Fälle lassen sich in den Skelettelementen keinerlei fremde Einschlüsse nachweisen.

Bei der Durchmusterung des Radiolarienmaterials (speziell der Aulacanthiden) der Valdivia-Ausbeute gelangte Häcker (36) zu bestimmteren Anschauungen über die Entstehungsweise der Radiolarienstacheln, hebt aber selbst die Sprödigkeit des konservierten Materials gerade mit Rücksicht auf die Frage nach der Skelettbildung hervor, „ohne daß bis jetzt zu erkennen wäre, inwieweit dies nur dem raschen Verlauf des Prozesses oder einer gewissen Periodizität der Vorgänge, vielleicht einer Bevorzugung der Nacht- und Morgenstunden oder irgendwelchen anderen Umständen zuzuschreiben ist“. Bei einer Anzahl Individuen von *Auloceros arborescens* „fanden sich neben ausgebildeten Stacheln mit regelmäßig dichotomisch verzweigten, spathillenbewehrten Terminalästen verschiedene Nadelformen, welche sich unschwer zu einer Reihe zusammenordnen,“ die Häcker als wirkliche normale Entwicklungsstadien ansieht. Als jüngstes Stadium würde eine Stachelform, wie sie in Fig. 89a dargestellt ist, zu gelten haben. „Der hohle Schaft des Stachels zeigt bereits eine beträchtliche Wandverdickung und Verkieselung, dagegen sind die Terminaläste mit ihren Sprossen nur von einer dünnen Haut bedeckt, die an ihrer Innenfläche eine feine Körnelung aufweist.“ Es ließ sich nicht sicher entscheiden, ob dieser häutige Ueberzug rein organischer Natur ist, oder schon eine schwache Verkieselung zeigt. Auf alle Fälle aber dürfte „eine langgestreckte, dünnhäutige und wahrscheinlich mit einer gallerartigen Flüssigkeit gefüllte Blase, welche wir uns mit Immermann als eine in die Länge gezogene ‚Vakuole‘ oder richtiger ‚Alveole‘ (wegen der besonderen eigenen Wandung) denken können, den Ausgangspunkt bilden, mag dieselbe nun, wie Immermann meint, durch mechanischen Zug gestreckt werden oder durch Eigenwachstum der plasmatischen Hülle ihre Gestalt erhalten“. Das letztere ist, wie wir sehen, das Wahrscheinlichere. Daß die Stachelanlagen ursprünglich weich und dünnhäutig sein müssen, darauf weist auch das gelegentliche Vorkommen von gefalteten oder geknickten Stacheln hin (Fig. 89f), deren Zustandekommen kaum anders zu denken ist. Auch Borgert gelangte bei seinen Untersuchungen über die Fortpflanzung von *Aulacantha* zu der Ueberzeugung, daß „die Skeletteile zunächst als häutige Ausscheidungen des Protoplasmas angelegt

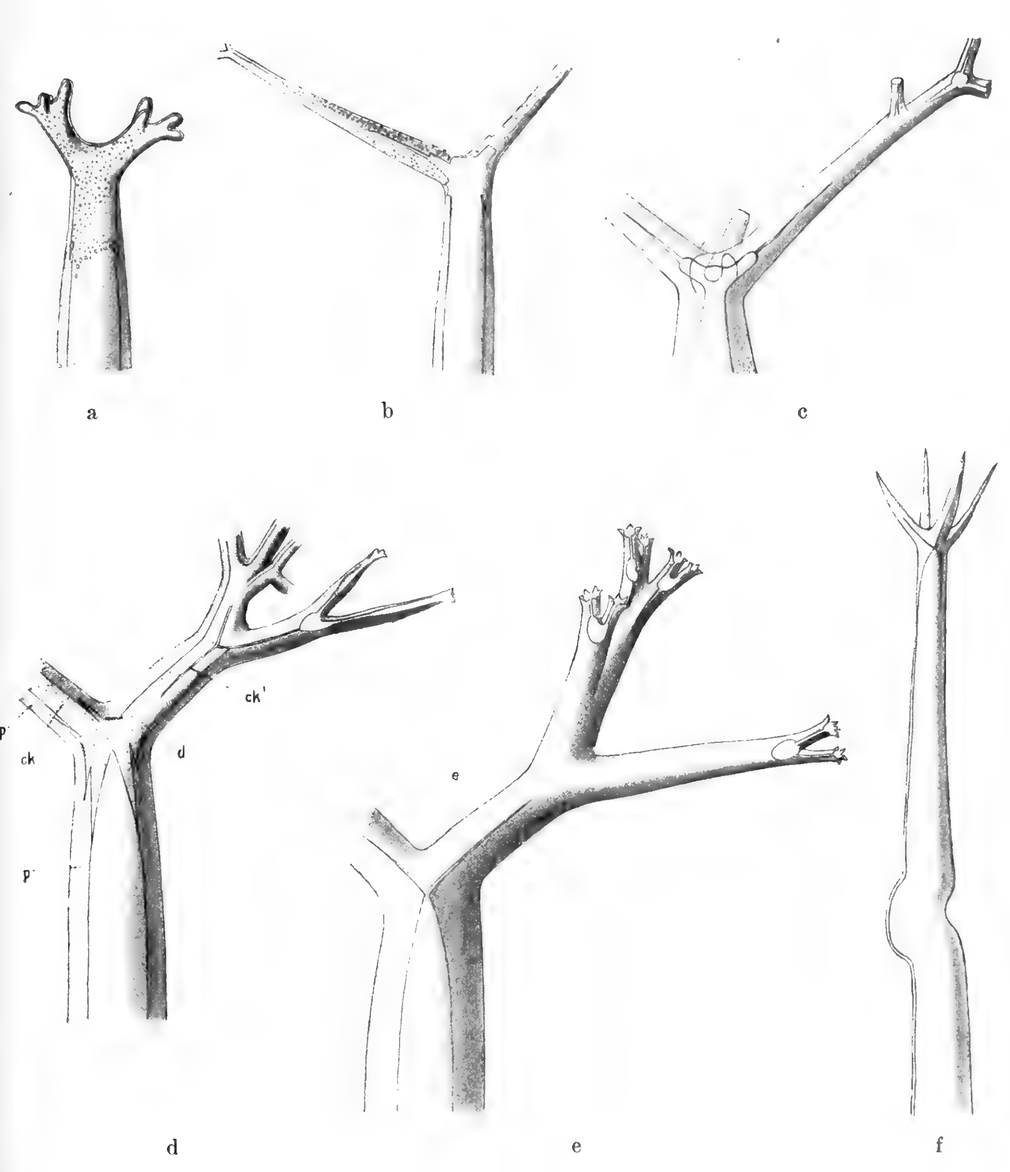


Fig. 89. Entwicklung der Stacheln von *Auloceros arborescens* HAECKEL. a Stadium der Sprossung der häutigen Stachelanlage. b und c Stadium der primären Verkieselung. d Stadium der sekundären Verkieselung, *p* primäre Rinde, *ck* primärer Zentralkanal, ck^1 sekundärer Zentralkanal. e Verkieselung bis auf den sekundären Zentralkanal vollendet. f Stachel von *Aulographis pandora* HAECKEL während der Bildung durch Radiärdruck geknickt. (Nach V. HÄCKER.)

werden, die dann später durch Einlagerung von Kieselsäure in diese Grundsubstanz den Zustand der fertigen Skelettbildungen erreichen". BORGERT (7) fand zwischen völlig verkieselten ganz starren Stacheln vereinzelt andere, die sich von jenen durch ihre hochgradige Elastizität

auszeichnen, die, ohne zu zerbrechen, eine starke Biegung oder selbst Knickung ertragen und nach Aufhören des Druckes wieder ihre gewöhnliche Gestalt annehmen. Auch bei den Challengeriden, deren Gehäuseskelett ein einziges zusammenhängendes Stück darstellt, zeigen sich ähnliche Verhältnisse. Bei Teilung des Weichkörpers bewahrt hier das Gehäuse völlig seine Gestalt. „Nach der Trennung der Tochterkapseln verläßt dann der eine der Sprößlinge durch die Schalenmündung das mütterliche Gehäuse, um selbst ein eigenes an seiner Oberfläche auszuscheiden. Dieses bietet sich nun dem Beobachter gleichfalls zunächst als zarte häutige Bildung dar, die die Härte und Festigkeit des ausgebildeten Skelettes auch erst durch Einlagerung von Kieselsäure erhält.“ (Borgert.) Die Annahme, daß die Radialstacheln in den erwähnten Fällen eine organische häutige Grundlage besitzen, auf oder in welche erst später Kieselsäure abgeschieden wird, steht übrigens in guter Uebereinstimmung mit der Tatsache, daß, soweit bekannt, auch sonst bei der Bildung mineralisierter Skeletteile primär eine organische Grundlage vom Protoplasma abgeschieden wird (Foraminiferen- und Molluskenschalen, Knochenbildung usw.). Der Prozeß der Verkieselung verläuft (bei *Auloceros*) nicht an allen Stellen eines Radialstachels gleich rasch, und zwar bleibt immer die Uebergangsstelle des Stachelschaftes in die Hauptäste besonders lange häutig (Fig. 89b, c). Bei den schwächeren Stacheln erscheinen in diesem Stadium die Hauptäste bereits bis auf einen feinen Achsenkanal mit einer feinkörnigen Masse ausgefüllt, welche später bei der Verkieselung homogen wird. Bei den stärkeren Stacheln erfolgt die Verkieselung sozusagen in zwei Phasen. „Zunächst tritt eine primäre Verdickung und Verkieselung auf (Fig. 89b, c, d), wobei in den Hauptästen wie im Schaft ein weiter Achsenkanal erhalten bleibt, der sich in jenen mit einer feinkörnigen Masse erfüllt, die auch noch in die Spitze des Schaftes hineinreicht und sich über das Stachellumen in Form eines gotischen Spitzbogens herüberwölbt. Wenn später diese sekundäre Füllmasse homogen geworden ist, erscheint sie mit der primären Schicht so vollkommen verschmolzen, daß die Aeste bis auf einen feinen, sehr bald ebenfalls verschwindenden Zentralkanal eine vollkommen massive Beschaffenheit aufweisen“ (Fig. 89e). Unter allen Umständen schreitet der Verkieselungsprozeß zentrifugal fort und ergreift nacheinander die Hauptäste des Stachels sowie deren sekundäre, tertiäre und höhere Verzweigungen, wobei, wie in der Spitze des Schaftes, so auch den folgenden Gabelungen immer zunächst ein Hohlraum von der Verkieselung ausgeschlossen bleibt, von welchem sich feine Achsenkanäle in die jüngeren Zweige erstrecken. Bei diesem sukzessiven Wachstum der Stacheln, welches offenbar auf einer terminalen Sprossung und dichotomischen Verzweigung der häutigen Stachelanlage beruht, entstehen ganz zuletzt die Spathillen, und zwar in der ersten Anlage als dünnhäutige Bläschen, deren Hohlraum mit dem Achsenkanal des äußersten Zweigstückes im Zusammenhang steht (Fig. 89e). In einem etwas späteren Stadium sind dann bereits die Häkchen der Spathillen zur Anlage gelangt, deren Verkieselung wieder früher erfolgt, als die des Endbläschens, ebenso wie die Verkieselung der Hauptäste jener des Schaftendes vorauseilt. Bemerkenswert und unerwartet ist der Umstand, daß in den erwähnten Fällen die Verkieselung von außen nach innen fortschreitet

und daher auch von lebender Substanz ausgeht, welche das Innere der hohlen Nadeln erfüllt. „Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Nadelbildung von *Auloceros* kein einfacher, durch örtliche Faktoren, nämlich die passive Masse der Alveolensubstanz, lokalisierter Abscheidungsprozeß ist, wie dies nach Dreyers Hypothese anzunehmen wäre, sondern daß man es mit einem komplizierten Lebensvorgang zu tun hat, welcher sich aus einer Reihe von Wachstums-, Sprossungs- und Sekretionsprozessen zusammensetzt und dessen Produkte ihrer Form nach, soviel wir zurzeit sagen können, in erster Linie durch spezifische Gestaltungstendenzen des aktiven Protoplasmas, speziell der plasmatischen Hülle der häutigen Stachelanlagen bestimmt sind" (Häcker).

Häcker konnte nun auf Grund des von ihm untersuchten Materials auch der Bildungsweise der durch Fremkörpereinschlüsse ausgezeichneten *Aulokleptes*-Nadeln näher treten und gelangte zu Anschauungen, welche von denen Immermanns in mehreren wichtigen Punkten abweichen. Er fand ziemlich häufig Nadeln, bei welchen die Verkieselung sich ausschließlich nur auf die beiden Stachelenden oder noch häufiger nur auf das vordere Ende erstreckte, während die Mitte des Schaftes allerdings einen deutlichen Kontur, aber noch ein vollkommen durchsichtiges Aussehen hatte. „Die Achse der Nadelanlage wird durch ein Diatomeen-Gehäuse eingenommen. Um dasselbe herum befindet sich zunächst eine helle Schicht, die am äußeren Stachelende sehr feinkörnig erscheint und somit den ersten Beginn eines Verkieselungsprozesses erkennen läßt. Diese Schicht erstreckt sich einerseits in die axialen Partien der Terminaläste hinein, andererseits setzt sie sich als eine vollkommen durchsichtige Scheide von der Dicke der künftigen Stachelwandung über die Schaftmitte fort. Das Stachelende endlich ist futteralartig bedeckt durch eine dritte, vollkommen verkieselte Schicht, die mit den bereits erhärteten Teilen der Terminaläste im Zusammenhang steht."

Auch hier geht demnach die Verkieselung zunächst nur in der äußeren Lage der häutigen Stachelanlage vor sich. Häcker stellt sich daher die Stachelbildung bei *Aulokleptes* in der Weise vor, daß zunächst die vom Weichkörper aufgenommene Diatomeenschale von einer gallertartigen Alveole umschlossen wird, die nun samt der sie umgebenden Plasmaschicht die häutige Stachelanlage darstellt. Dieselbe treibt in ähnlicher Weise, wie es bei *Auloceros* der Fall ist, am distalen Ende Sprossen, und nun geht, ebenfalls wie bei *Auloceros*, der Verkieselungsprozeß schichtenweise von außen nach innen vor sich, so daß schließlich das in der Achse gelegene Diatomeengehäuse von demselben erreicht und mit der abgeschiedenen Hartsubstanz amalgamiert wird. Was die radiäre Einstellung der Schalen betrifft, so ließe sich dieselbe wohl verstehen, ohne daß man gezwungen wäre, den Pseudopodien einen richtenden Einfluß zuzuschreiben. Rhumbler hat bei seinen Versuchen, den Gehäusebau der monothalamen Foraminiferen künstlich nachzuahmen, gelegentlich, wiewohl nur äußerst selten, statt Flachlagerung eine Radiärstellung der verwendeten Steinchen beobachtet. Es handelte sich dabei um Tropfen aus einem Gemisch von Knochenöl und Chloroform mit welchem Glassplitter verrieben wurden. Bei Ueberführung des

Tropfens in Alkohol absolutus entstand dann zuerst sehr rasch ein normal ausgebildetes Gehäuse, dessen Steinchen in gewöhnlicher Weise flach lagen, dann zogen sich aber Gehäuse und Tropfen auf ein kleineres Volum zusammen, und dabei stellten sich die Steinchen in radiärstrahlige Stellung (Fig. 55 b). Eine strenge Erklärung für diese Erscheinung, die auch normal bei Dauercysten von *Difflugia bicuspidata* beobachtet wird, vermochte freilich Rhumbler nicht zu geben. Indessen wird man zugeben müssen, daß eine Mitwirkung ähnlicher physikalischer Faktoren bei der Orientierung der Radialstachelanlagen in den erwähnten Fällen immerhin im Bereiche der Möglichkeit liegt.

Es ist nicht zu verkennen, daß die Art, wie die Radialstacheln der genannten Radiolarien nach Häckers Untersuchungen verkieseln, in vieler Beziehung an die Verkieselung gewisser Pflanzenhaare erinnert, wie ja auch das Wachstum solcher Trichome und deren oft vorhandene Verzweigung an die „Sprossung" erinnert, welche die häutigen Anlagen jener Radialstacheln nach Häcker zeigen. In beiden Fällen schreitet der Verkieselungsprozeß in der Richtung von außen nach innen fort, so daß zuerst nur eine primäre Kieselrinde sich bildet, die bisweilen allein zur Entwicklung kommt, und in beiden Fällen handelt es sich auch nicht um eine einfache Auflagerung von Kieselsäure auf die organische membranöse Grundlage, sondern um eine Einlagerung und völlige Durchdringung derselben, eine richtige „Versteinerung", die bis zur völligen Ausfüllung des vorhandenen Hohlraumes fortschreiten kann. So erscheint das ursprünglich hohle Stachelende bei *Auloceros* schließlich ganz durch einen sekundären Verkieselungsprozeß ausgefüllt, dessen Produkt mit der primären Rinde zu einer homogenen Masse verschmilzt. So sind auch die Brennhaare von *Urtica dioiea* und *urens* innerhalb des kugeligen Köpfchens und des daran grenzenden Haarteiles in ihrer ganzen Dicke verkieselt.

Bei den 3 Familien der Aulosphäriden, der Sagosphäriden und der Castanelliden scheinen nach Häckers Beoachtungen sehr feine und wahrscheinlich hohle Kieselnadeln (Primitivnadeln) der Ausgangspunkt der Skelettbildung zu sein. Bei den meisten noch weichhäutigen Castanelliden-Schalen lassen sich dieselben, wenigstens gleich nach dem Einschließen in Kanadabalsam, deutlich erkennen. Auch bei unfertigen (nicht vollständig verkieselten) Sagosphäriden-Skeletten (Fig. 90 A) weisen die noch hohlen Balken axial gelegene Primitivnadeln auf. Häcker stellt sich vor, daß diese Nadeln im Weichkörper ursprünglich „in unregelmäßig zerstreuter Anordnung" abgeschieden werden, um dann erst unter dem Einfluß „richtender Zentren irgendwelcher Art" sich zu dem spezifischen Muster der Gitterschalen zusammenzuordnen. Bisweilen finden sich monströse Skelette, denen nicht ein als regelmäßiges Maschenwerk orientiertes System von Primitivnadeln zugrunde liegt (Fig. 90 B) und bei welchen dementsprechend auch die weitere Skelettbildung unregelmäßig verlaufen ist; immer aber folgen die Skelettbalken dem Verlauf der Achsennadeln (Fig. 90). Solche Bilder sprechen in der Tat sehr zugunsten der Häckerschen Auffassung, daß die Skelettbildung bei den 3 genannten Familien von den Primitivnadeln ihren Ausgangspunkt nimmt, und daß diese die eigentlich formbestimmenden Elemente darstellen. Dagegen halte ich es nicht für wahrscheinlich, daß die Gruppierung der Kieselnadeln von „richtenden Zentren" ab-

hängt, eine Annahme, die mir in Hinblick auf die Erfahrungen RHUMBLERS über den Gehäusebau insbesondere der monothalamen Foraminiferen sehr gewagt erscheint. Wenn dort die kompliziertesten Strukturen einfach nach den Gesetzen der Flüssigkeitsmechanik zustande kommen, so liegt, wie ich meine, die Vermutung nahe, daß auch bei den ihrer Organisation nach gewiß nicht so sehr verschiedenen Radiolarien einfache physikalische Gesetze für die Anordnung der Bauelemente maßgebend sind.

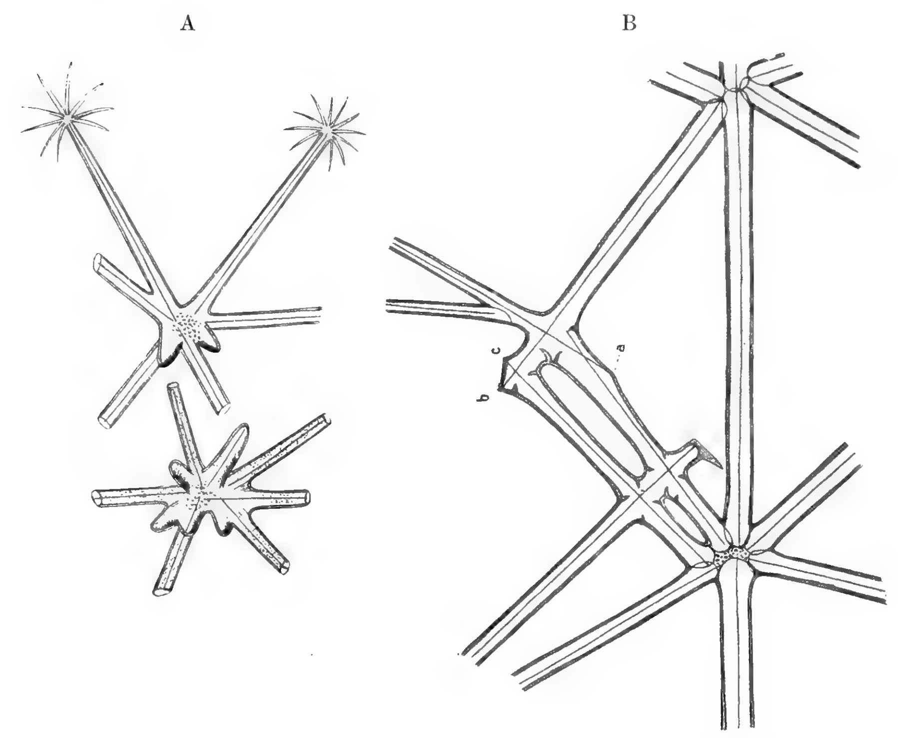


Fig. 90. A Knotenpunkte aus einem unfertigen Skelett von *Sagenoarium anthophorum*. Die sekundäre Füllsubstanz beginnt erst sich abzuscheiden, die Primitivnadeln sind noch deutlich zu erkennen. B Partie aus einem monströsen *Auloscena*-Skelett. Bei *a*, *b*, *c* Vorstülpungen der primären Kiesellamelle, durch die vorspringenden Enden der Primitivnadeln bewirkt. (Nach V. HÄCKER.)

Ich denke dabei in erster Linie an das schon früher beschriebene Wandgefüge der Schale von *Difflugia lobostoma*, welches dadurch charakterisiert ist, daß unregelmäßig rundliche und polygonale Plättchen sich zu einer Mosaik zusammenschließen, während zwischen denselben Kieselstäbchen derart eingelagert sind, daß ihre Längsachse immer der Richtung der Grenzlinie der einzelnen Plättchen entspricht. RHUMBLER konnte derartige Strukturen auch künstlich an seinen Tropfengehäusen nachahmen (vgl. Fig. 56a). Wenn man mit diesen Befunden die Fig. 91a vergleicht, welche die zu den Poren tangentiale Anordnung der Kieselnadeln in einem Rudiment einer Castanelliden-Schale darstellt, so kann man sich des Gedankens kaum erwehren, daß in beiden Fällen vergleichbare physikalische Faktoren wirksam waren.

Man müßte sich dann freilich vorstellen, daß die Nadeln zwar isoliert entstehen, aber gleichzeitig mit einer wahrscheinlich weichen organischen Grundsubstanz an die Oberfläche des Weichkörpers treten. Häcker nimmt an, „daß sich um die Primitivnadeln zunächst eine Gallertvakuole bildet, und zwar in der Weise, daß zwischen den Kieselnadeln und der sie umgebenden Matrixschicht (Fig. 91c) Gallerte abgeschieden wird, welche offenbar momentan aufquillt. Die Matrixschicht wird so zur Vakuolenhaut, und an der Außenseite dieser Membran erfolgt nunmehr die Bildung der häutigen cuticulaähnlichen Grundlage der Grenzlamelle, und zwar abermals auf Grund eines Abscheidungsprozesses.“ Durch-

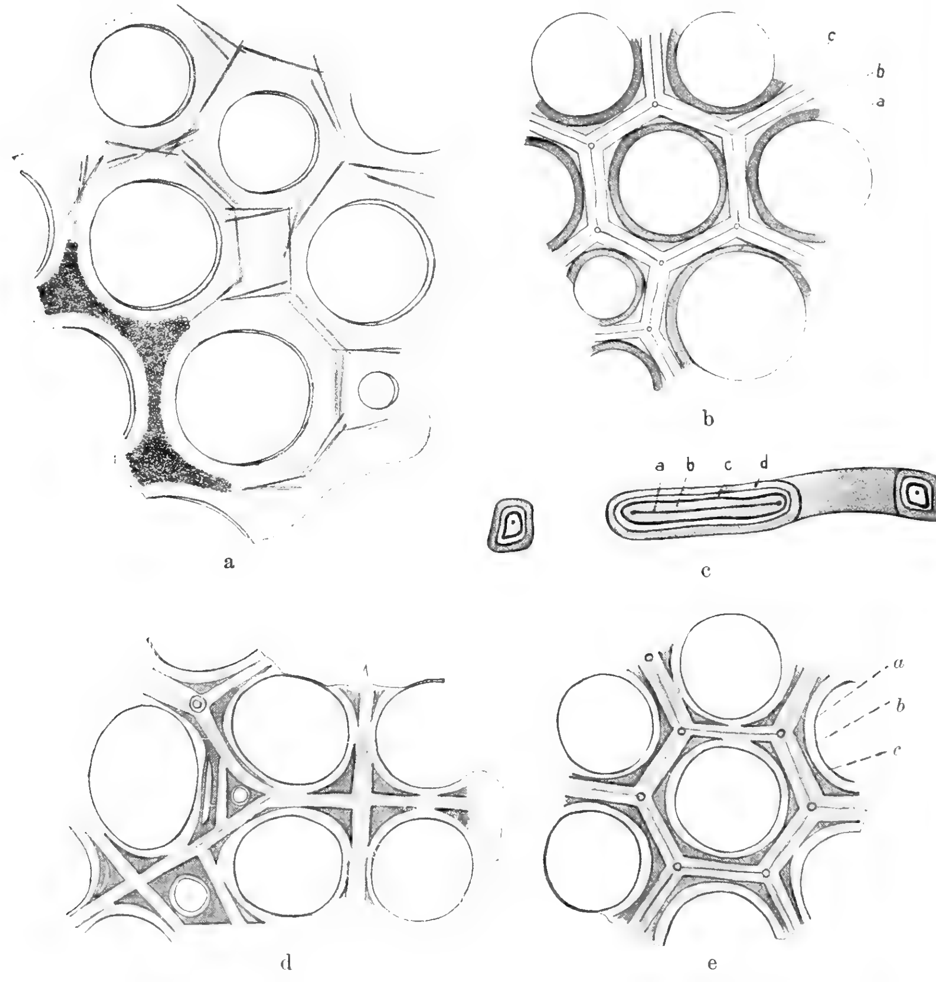


Fig. 91. a Schalenstück einer Castanellide mit tangential gelegenen Kieselnadeln; links unten ist die sie umhüllende Marksubstanz durch Lufterfüllung kleiner Wabenräume dunkel gefärbt. b Schalenstück von *Castanidium* sp. zu Beginn der sekundären Verkieselung. *a* primäre Kiesellamelle, *b* sekundäre Kieselscheide, *c* Primitivnadeln. c Schnitt durch eine noch weichhäutige Gitterschale von *Castanidium* spec., *a* Primitivnadeln, *b* geschrumpfte Gallerte, *c* Vakuolenhaut (Matrixschicht), *d* häutige Grenzlamelle. d und e vergl. Text. (Nach Häcker.)

schnitte durch eine noch weichhäutige Castanelliden-Schale (Fig. 91c) lassen den geschichteten Bau der Skelettbalken auf das deutlichste erkennen. In der Achse liegen die Kieselnadeln umgeben von einem Strang wenig färbbarer Substanz, welche ihrerseits von einer dunkel tingierten Membran umhüllt ist; ganz außen befindet sich die färbbare cuticulaähnliche Grenzlamelle, welche später primär verkieselt. „Augenscheinlich ist das Bild, welches uns hier entgegentritt, insofern ein nicht ganz natürliches, als der weiche, wahrscheinlich gallertige Inhalt der Hohlbalken infolge der Wirkung der Reagenzien plasmolytisch geschrumpft ist, ähnlich wie der Primordialschlauch der Pflanzenzellen." „Demgemäß würde also die erste Entwicklungsphase, die mit der Bildung der häutigen Schale abschließt, im ganzen drei Prozesse umfassen: Abscheidung der Primitivnadeln, Abscheidung und Aufquellung der Vakuolengallerte und Bildung der häutigen Grundlamelle. Häcker spricht aber schon von einem „nahezu simultanen" Verlauf derselben, und ich sehe keine Schwierigkeit, die Nadeln nebst der sie umhüllenden organischen Substanz wirklich gleichzeitig entstanden zu denken. Auf alle Fälle scheint die Verkieselung erst zu beginnen, wenn um das Gerüst der Primitivnadeln herum bereits das ganze Skelett in organischer Substanz angelegt ist. „Zunächst geht die primäre Verkieselung vor sich, d. h. die Umwandlung der häutigen Grenzlamelle in eine starre Kieselschicht. Auf dieser Etappe bleibt der Skelettbildungsprozeß bei den Aulosphäriden stehen (Fig. 90b), während er bei den Sagosphäriden und Castanelliden eine Fortsetzung erfährt. „Aehnlich wie bei den Radialstacheln der Aulacanthiden der von der primären Kieselrinde umhüllte, im Leben mit Gallerte gefüllte Hohlraum durch einen von außen nach innen fortscheitenden sekundären Verkieselungsprozeß ausgefüllt wird (Fig. 89), so findet auch bei den Sagosphäriden und Castanelliden innerhalb des primären Kieselmantels eine sekundäre Verkieselung behufs weiterer Verstärknng des Skelettes statt. An den in Fig. 91b, d, e dargestellten Rudimenten von Castanelliden-Schalen „hat innerhalb der durch primäre Verkieselung entstandenen Grenzlamellen (bei *a* als Porensäume sichtbar) der sekundäre Verkieselungsprozeß seinen Anfang genommen und innerhalb jedes Skelettbalkens zur Bildung einer gelben, körnig undurchsichtigen (in der Fig. d u. e dunkel gehaltenen) Kieselscheide (*b*) geführt, welche den die Tangentialnadeln (*c*) einschließenden noch unverkieselten Achsenteil umschließt. Die Figuren führen uns also den Beginn des sekundären Verkieselungsprozesses vor, sie werfen aber gleichzeitig auch ein Licht auf die allerfrüheste Phase der Skelettbildung. Der gerade, geleisähnliche Verlauf der hellen Achsenteile (Fig. 91d) findet nämlich am einfachsten seine Erklärung, wenn man, wie dies oben geschehen ist, annimmt, daß das polygonale Maschenwerk der geraden Tangentialnadeln und der sie umschließenden „Vakuolen" die primäre Struktur, die abgerundeten Formen der definitiven Balken und Poren dagegen ein sekundäres Verhältnis darstellen." (Häcker.) Vielfach scheint der sekundär abgelagerten Kieselsubstanz auch bei den Castanelliden, wie bei den Circoporiden und Tuscaroriden eine für diese letzteren Familien charakteristische Porzellanstruktur zuzukommen, d. h. ein feinwabiger Bau, wodurch, wenn die Wabenräume mit Luft gefüllt sind, die ganze Schale

bis auf die schmalen hyalinen Porenräume ein undurchsichtig körniges Aussehen annimmt (Fig. 91a).

Fassen wir zusammen, was sich aus den Beoachtungen Häckers als gesichertes Tatsachenmaterial ergibt, so steht zunächst fest, daß in einem gewissen Entwicklungsstadium die Skelette bei den Familien der Aulacanthiden, Aulosphäriden, Sagosphäriden und Castanelliden (sämtlich Phäodarien) aus hohlen röhrigen Gebilden bestehen, in deren Achse feine Kieselnadeln (Primitivnadeln) liegen, während die Wand aus weichhäutiger organischer Substanz gebildet wird. Das Lumen der Röhren wird durch Gallerte ausgefüllt.

Anscheinend werden die kieseligen Achsennadeln zuerst gebildet und liefern, indem sie sich in der dem Skelett der betreffenden Art entsprechenden Weise zusammenordnen, zunächst ein sozusagen als Grundriß dienendes Gerüst desselben. Indessen ist ein derart frühes Entwicklungsstadium bis jetzt in Wirklichkeit nicht beobachtet worden, auch bleibt, wenn es tatsächlich vorkommt, fraglich, durch welche Kräfte der „Aufbau" jenes Gerüstes bewerkstelligt wird. Höchst wahrscheinlich dürften auch hier die Gesetze der Flüssigkeitsmechanik maßgebend sein, wenn auch nicht im Sinne der von Dreyer aufgestellten Schaumtheorie. Es muß ganz besonders betont werden, daß die Untersuchungen von Häcker auch nicht in einem einzigen Punkte jener Auffassung als Stütze dienen können, obgleich es sich, wenigstens zum Teil, um Formen handelt, deren Entstehung von rein theoretischen Gesichtspunkten aus sich ebensogut aus der Zusammenlagerung von Vierstrahlern erklären ließe, wie irgendein typisches Spumellarien-Skelett. In der Tat hat auch Dreyer kein Bedenken gehegt, die Gitterschalen der Castanelliden seiner Auffassung entsprechend zu deuten. Nun ergibt sich aber gerade für diese aus Häckers Befunden nicht der geringste Anhaltspunkt für die Annahme, daß in irgendeinem Entwicklungsstadium der Schale Vierstrahler eine Rolle spielen oder Vakuolenkomplexe als formgebender Faktor in Betracht kommen könnten. Dazu kommt noch der weitere Umstand, daß auch für die Formung und weitere Ausgestaltung der Radialstacheln und ihrer mannigfachen Anhänge nicht sowohl Blasenmechanik im Sinne Dreyers eine Rolle spielt, sondern vielmehr ein auf terminaler Sprossung beruhendes selbständiges Wachstum der häutigen Stachelanlagen („intracellulare Sprossung" Häckers). Das Skelett der erwähnten Radiolarienformen würde dementsprechend wenigstens eine Zeitlang nach seiner ersten Anlage, vor Einsetzen der Verkieselung eine noch lebendige mit eigenem Wachstum begabte Ausscheidung des Weichkörpers darstellen, wie ja auch etwa eine pflanzliche, jugendliche Zellhaut noch lebt und wachstumsfähig ist. Die Formgestaltung der Skelette und insbesondere die der so vielgestaltigen Appendikularorgane, wie sie uns als Dornen, Ankerfäden, bedornte Endpolster, Endknöpfchen und Endschirme (Spathillen) namentlich bei den Tripyleen entgegentreten, würde demgemäß nicht als eine passive, durch die räumlichen Verhältnisse der begrenzenden Teile verursachte Formung eines in präformierte Zwischenräume abgeschiedenen Sekretes zu betrachten sein, sondern es handelt sich anscheinund um ein nach bestimmten Gesetzen erfolgendes Wachsen organischer, später erst verkieselnder Plasmadifferenzierungen.

Auch der Prozeß der Verkieselung selbst gestaltet sich nach den Beobachtungen HÄCKERs verwickelter, als man von vornherein erwarten konnte. Unsere bisherigen Kenntnisse über die Art der Kieselausscheidung und die dadurch verursachte Mineralisierung organischer Substrate sind leider noch sehr unvollkommen und es dürfte sich empfehlen, hier zum Vergleich die Besprechung einiger anderen Fälle vorauszuschicken. Wie schon früher erwähnt wurde, findet sich Ausscheidung von SiO_2 in Form von Plättchen oder als diffuse Infiltration der Gehäuse auch bei Süßwasserrhizopoden weit verbreitet und verdanken wir AWERINZEFF und RHUMBLER einige Angaben über die Bildungsweise derartiger „geformter Sekrete". Der letztere hat schon in einer seiner früheren Arbeiten (71) die Vermutung ausgesprochen, daß die äußerst vielgestaltigen Kieselstäbchen von *Lacquereusia spiralis* „in einem zähflüssigen oder gallertigen Zustand in der Muttersarkode abgeschieden werden, und daß eine vollständige Erstarrung der äußerst festen, gegen Kalilauge und Mineralsäuren in gleicher Weise widerstandsfähigen Stäbchen regelrecht erst dann eintritt, wenn sie während des Sprossungsvorganges auf der Oberfläche des Tochtergehäuses angelangt sind. Es ließe sich nämlich sonst gar nicht begreifen, wie sie bei ihrer so sehr willkürlichen Gestalt und bei ihrer oft recht erheblichen Länge sich den Wölbungen des Gehäuses zu einem so engen und glatten Gefüge anschmiegen könnten". Ausgehend von dieser Vermutung hat RHUMBLER versucht, den Stäbchen ähnlich geformte Kieselniederschläge aus einem flüssigen Silikat zu erreichen. Beim Uebergießen von Wasserglas (kieselsaures Kali), welches einige Tage vorher mit 33,5-proz. Kalilauge vermengt wurde, mit einer 6—10-proz. H_2SO_4 bildet sich auf der Oberfläche des Wasserglases eine feine faltige Haut, eine kieselige Niederschlagsmembran, deren dicht aneinander liegende Falten manchmal eine außerordentliche Aehnlichkeit mit den Kieselstäbchen der *Lacquereusia* haben. Gleichwohl erscheint es ausgeschlossen, daß das *Lacquereusia*-Gehäuse direkt als eine solche Faltenhaut angelegt wird, denn es lassen sich die Stäbchen schon vor der Tochterknospenbildung völlig isoliert innerhalb der Muttersarkode erkennen. Gleichwohl ist die Aehnlichkeit der Stäbchen mit den Falten der Kieselhaut so groß, daß eine nähere physikalische Analogie zwischen beiden doch wahrscheinlich bleibt. Es gelang RHUMBLER in der Tat dadurch, daß er die Wasserglaskalilauge mit einer mehrfachen Menge Glyzerin vermischte, ehe er sie auf Deckgläschen aufgestrichen in die verdünnte H_2SO_4 eintrug, die Bildung einer zusammenhängenden Haut zu verhindern und es entstanden neben zahlreichen kleineren Faltenhäutchen stäbchenförmige Gebilde von allen denjenigen Formen, die man auch bei *Lacquereusia* antrifft, so daß wenigstens die Möglichkeit einer Zurückführung der oft so kunstvoll aussehenden *Lacquereusia*-Stäbchen auf die Wirkung erkennbarer rein physikalischer Gesetze zugegeben werden muß. Man wird wohl kaum fehlgehen, wenn man annimmt, daß die betreffenden Kieselgebilde nicht gleich in ihrer vollen Größe im Plasma gebildet, sondern ähnlich wie es VERWORN für die Plättchen von *Difflugia lobostoma* festgestellt hat, in der Nähe des Kernes entstehen und allmählich heranwachsen. AWERINZEW sah bei *Lacquereusia epistomium* im Protoplasma zuerst kleine „Kieselsäurekörnchen" auftreten, „welche durch Ablagerung immer neuer Quantitäten von SiO_3 ununterbrochen an Größe zunehmen und bald die Gestalt und

die Größe der ausgebildeten, hier gekrümmt-elliptischen Plättchen des Gehäuses annehmen".

Stets scheint die Erhärtung (Mineralisierung) erst dann einzusetzen, wenn die betreffenden Skeletteile bereits ihre endgültige Form und Größe erreicht haben; auch handelt es sich offenbar nicht um eine einfache Auflagerung (Apposition) von Kieselsubstanz auf die organische häutige Grundlage der Skelettelemente, sondern vielmehr um eine gleichförmige Durchdringung der letzteren, eine Einlagerung von Kieselsäure zwischen die kleinsten Teilchen der organischen Substanz oder vielleicht sogar um eine chemische Verbindung mit derselben. Auch Awerinzew (l. c.) betont die Möglichkeit, „daß die kieseligen Elemente in den Gehäusen der (Süßwasser-)Rhizopoden nicht allein aus Kieselsäure bestehen, wie dies auf den ersten Anschein der Fall ist, sondern eine komplizierte organische kieselhaltige Verbindung darstellen". Auch ist es sehr bemerkenswert, daß bei den oben erwähnten Radiolarienformen die Verkieselung der Skelettelemente von außen nach innen fortschreitet und die gallertige Füllung der röhrigen Skeletteile zuletzt mineralisiert wird. Inwieweit dieser Bildungsmodus auch für die Achsennadeln Geltung hat, muß vorläufig dahingestellt bleiben; auch erscheint es fraglich, ob nicht in manchen Fällen doch auch eine nachträgliche Verdickung durch oberflächliche Apposition neuer Kiesellamellen erfolgt. Häcker gibt diese Möglichkeit ausdrücklich zu, namentlich im Hinblick auf gewisse sehr dicke artischokenförmige *Aulokleptes*-Stacheln (Fig. 88c). Es bleibt noch zu erwähnen, daß die kieseligen Achsennadeln nachträglich vollkommen in die neugebildete Kieselmasse aufgenommen, sozusagen amalgamiert werden, so daß bei den Sagosphäriden und Castanelliden die Skelettbalken schließlich völlig homogen erscheinen. In ähnlicher Weise werden auch von *Aulokleptes* und *Aulodendron* die Diatomeenschalen vollkommen der von außen nach innen an sie herantretenden Füllsubstanz einverleibt.

Es scheint demnach, daß auch in diesem Falle die lebendige Substanz über Mittel verfügt, feste Kieselsäure wieder aufzulösen, wie dies schon früher von den Diatomeen bemerkt wurde. Nach Haeckel scheinen solche Vorgänge auch bei dem „Wachstum" gewisser Radiolarienstacheln vorzukommen. „Die hohlen, verzweigten Radialstacheln (von *Coelodendrum*)" sagt er, „habe ich in den verschiedensten Stadien ihres Wachstums beobachtet und mich dadurch bestimmt von der merkwürdigen Tatsache überzeugt, daß diese Kieselrohre, indem sie in die Länge wachsen und sich weiter verzweigen, gleichzeitig an Dicke zunehmen, was nur dadurch möglich wird, daß die dünnen Kieselröhren beständig außen neue Kieselerde ablagern, während dieselbe an der Innenseite resorbiert wird."

Nicht ohne ein gewisses Bedauern wird man mit Rücksicht auf diese neuen Erfahrungen bekennen müssen, daß wir durch dieselben von dem angestrebten Ziel einer kausal-mechanischen Erklärung der Radiolarienskelette, wie es die Theorie von Dreyer zu verheißen schien, wieder recht weit abgedrängt werden. Die Erkenntnis, daß wenigstens bei den Tripyleen die Skelettbildung ein Vorgang ist, bei dem weder Kristallisationsprozesse noch eine intravakuoläre Sekretion von Skelettmaterial eine wesentliche Rolle spielen, zwingt uns zuzugestehen, „daß es sich dabei um ein sehr kompliziertes Zusammenwirken von mehreren physiologischen und physikalischen Vorgängen

handelt und daß eine ganze Reihe von formbildenden Faktoren zusammentreten" (Häcker). Auch wird man ja wohl zugeben müssen, daß eine so verblüffend zweckmäßige und komplizierte Verschlußeinrichtung wie die der beiden Halbschalen der Conchariden sicher nicht auf einfache mechanische Prinzipien zurückgeführt werden kann. Jedenfalls steht die Dreyersche Theorie derartigen Bildungen gegenüber ganz ohnmächtig da. Man ersieht hieraus sehr klar, wie mißlich es ist, auf rein spekulativer Grundlage eine Theorie zu entwickeln, die sich auf die Erklärung physiologischer Vorgänge bezieht, von denen bloß das fertige Endresultat vorliegt, und so aus dem Gewordenen auf das Werden zu schließen. Es erscheint dies selbst dann bedenklich, wenn die überzeugende Kraft der theoretischen Erwägungen so groß ist, wie es bei den von Dreyer als Grundlage benutzten morphologischen und physikalischen Betrachtungen wirklich der Fall ist. Es wäre nun gewiß durchaus verfehlt, wollte man schon jetzt die Dreyersche Theorie als gänzlich abgetan betrachten, denn es könnte ganz wohl sein, daß die Entstehung der Radiolarienskelette nicht von einem einzigen Bildungsprinzip beherrscht wird; es ist dies sogar von Dreyer direkt zugegeben worden. Auf alle Fälle tun weitere Erfahrungen über die Entwicklung der betreffenden Organismen dringend not. Noch wissen wir über die Ontogenie der typischen Vierstrahlerskelette der Spumellarien so gut wie nichts. Noch fehlt vollständig das ätiologische Verständnis für die streng gesetzmäßigen Zahlenverhältnisse der Radialstacheln, sowie für die Ringbildungen der Nassellarien. „Aber in ziemlich klaren Umrissen und schärfer vielleicht als bei den höheren Organismen tritt jetzt schon eines der Ziele hervor, welches sich die Entwicklungsphysiologie gesteckt hat, nämlich die Zurückführung der äußerlich sichtbaren morphologischen Merkmale oder Komponenten des Artbildes auf eine Anzahl physiologischer Qualitäten oder Elementareigenschaften, die sich als besondere Modifikationen der Wachstums-, Assimilations-, Sprossungs- und Abscheidungsprozesse darstellen" (Häcker).

Literatur.

Zellhüllen und Gehäuse der Protozoen.

1. **Awerinzew, S.,** *Ueber die Struktur der Kalkschalen mariner Rhizopoden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 74 (1903).*
2. — *Beitrag zur Kenntnis der marinen Rhizopoden. Mitteil. d. zool. Station zu Neapel, Bd. 16 (1903).*
3. — *Die Struktur und chemische Zusammensetzung der Gehäuse bei den Süßwasserrhizopoden. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 8 (1907), p. 95).*
4. **Bechhold, H.,** *Die Kolloide in Biologie und Medizin, Dresden, Steinkopff, 1912.*
5. — *Strukturbildung in Gallerten. (Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 52 (1905), p. 185.*
6. **Biedermann, Rich.,** *Ueber die Struktur der Tintinnen-Gehäuse. Inaug.-Diss. Kiel 1893.*

6a. **Biedermann, W.,** *Ueber die Bedeutung von Kristallisationsprozessen bei der Bildung der Skelette wirbelloser Tiere. Arch. f. allgemeine Physiol., Bd. 1 (1902), p. 154.*

7. **Borgert, A.,** *Untersuchungen über die Fortpflanzung der Tripyleen-Radiolarien I. Zool. Jahrb., Anat. Abt., Bd. 14 (1900), p. 258.*

7a. **Borgert,** *Die tripyleen Radiolarien des Mittelmeeres. Mitt. d. zool. Station zu Neapel, Bd. 14 (1901).*

8. **Brady, H. B.,** *Report on the Foraminifera dredged by H. M. S. Challenger. Challenger Report. Zool., Vol. 9 (1884).*

9. **Brandt, K.,** *Die koloniebildenden Radiolarien (Sphaerozoa) des Golfes von Neapel. Fauna u. Flora d. Golfes v. Neapel, XIII. Monogr. (1885).*
10. — *Neue Radiolarienstudien. Mitt. d. Ver. schlesw.-holst. Aerzte, Heft 12, 1890.*
11. — *Biologische und faunistische Untersuchungen an Radiolarien etc. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Bd. 9 (1895).*
12. — *Ueber die Achsenfäden der Heliozoen. Sitz.-ber. d. Ges. naturforsch. Freunde in Berlin 1873, Sitzung vom 15. Okt.*
13. — *Ueber Anpassungserscheinungen und Art der Verbreitung von Hochseetieren. Ergeb. d. Plankton-Exped. d. Humboldtstiftung von Hensen, Bd. 1, A (1892).*
14. **Bütschli, O.,** *Untersuchungen über Mikrostrukturen des erstarrten Schwefels etc., 1900.*
15. — *Vorläufiger Bericht über fortgesetzte Untersuchungen an Gerinnungsschäumen, Sphärokristallen etc. Verh. d. nat.-med. Ver. zu Heidelberg, N. F., Bd. 5 (1894), p. 1.*
16. — *Beitrag zur Kenntnis der Radiolarienskelette. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 36 (1882), p. 493.*
17. — *„Protozoa" in Bronns Klassen u. Ordnungen, Bd. 1.*
18. — *Ueber die chemische Natur der Skelettsubstanz der Acantharia. Zool. Anz., Bd. 30 (1906), No. 24, p. 784.*
19. — *Zur Kenntnis der Fortpflanzung bei Arcella vulgaris. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 11 (1875).*
20. — *Protozoa in Bronns Klassen und Ordnungen, Bd. 1 (1880—82).*
21. — *Untersuchungen über organische Kalkgebilde etc. Abh. d. k. Ges. d. Wiss. zu Göttingen. N. F., Bd. 6 (1908), p. 1.*
22. **Carpenter, W. B.,** *Researches on the Foraminifera 1—4 ser. Phil. Transact. Roy. Soc. London 1856, p. 59 u. 60.*
23. **Chun, C.,** *Aus den Tiefen des Weltmeeres, 2. Aufl., Jena, G. Fischer, 1903.*
24. **Dreyer, F.,** *Die Prinzipien der Gerüstbildung bei Rhizopoden, Spongien und Echinodermen. Jenaische Ztschr., N. F., Bd. 26, p. 19.*
25. — *Ziele und Wege biologischer Forschung, beleuchtet an der Hand einer Gerüstbildungsmechanik, Jena, G. Fischer, 1892.*
26. — *Die Theorie der Biokrystallisation im allgemeinen und die Skelettbildung der Polycystinen im besonderen. Inaug.-Diss. Jena 1890.*
27. — *Betrachtungen über den Bau der Rhizopodenschalen. Biol. Ctbl., Bd. 9 (1889), p. 341.*
28. **v. Ebner, V.,** *Ueber den feineren Bau der Skeletteile der Kalkschwämme nebst Bemerkungen über Kalkskelette überhaupt. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., I. Abt., Bd. 95 (1887), p. 55.*
29. **Haeckel, E.,** *Die Radiolarien. I. Eine Monographie, Berlin 1862; II. 1887; III u. IV 1888.*
30. — *Report on the Radiolaria collected by H. M. S. Challenger. Challenger-Report, Vol. 18 (1887).*
31. **Häcker, V.,** *Zur Statik und Entwicklung des Cölographidenskelettes. Arch. f. Protistenk., Bd. 9 (1907), p. 139.*
32. — *Ueber die Mittel der Formbildung im Radiolarienkörper. Verhandl. d. Dtsch. Zool. Ges. 1906, p. 31.*
33. — *Zur Kenntnis der Challengeriden. Arch. f. Protistenk., Bd. 7 (1906), p. 280.*
34. — *Zur Kenntnis der Castanelliden und Porospathiden. Ebenda, Bd. 8, p. 52.*
35. — *Ueber die biologische Bedeutung der feineren Strukturen des Radiolarienskelettes. Jenaische Ztschr., Bd. 39 (1904), p. 581.*
36. — *Finales und Kausales über das Tripyleenskelett. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 83 (1905), p. 336.*
37. **Hansen, A.,** *Ueber Sphärokristalle. Arb. d. Bot. Inst. in Würzburg, Bd. 3 (1884), p. 92.*
38. **Harting,** *Recherches de morphol. synthetique etc. Naturk. Verhandl. d. K. Akad. Amsterdam, Afd. d. Nat., Deel. 14, 84, 1872.*
39. **Heidenhain, M.,** *Die allgemeine Ableitung der Oberflächenkräfte und die Anwendung der Theorie der Oberflächenspannung etc. Bonnet u. Merkel, Anat. Hefte, 1904, Heft 79/80.*
40. **Hertwig, R.,** *Der Organismus der Radiolarien. Jenaische Denkschr., Bd. 3 (1879).*
41. — *und* **Lesser, E.,** *Ueber Rhizopoden und denselben nahestehende Organismen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 10, Suppl. (1874).*

42. **Immermann, F.**, *Ueber Fremdkörperskelette bei Aulacanthiden. Zool. Anz., Jahrg. 27 (1903), p. 30.*
43. — *Die Tripyleenfamilie der Aulacanthiden. Ergeb. d. Plankton-Exped. d. Humboldtstiftung, Bd. 3 (1904), p. 70.*
43a. **Klebs, G.**, *Ueber die Organisation einiger Flagellatengruppen etc. Unters. aus dem Tübinger Institut, Bd. 1 (1883), p. 233.*
44. **Künstler, J.**, *Notices sur les téguments de micro-organismes. Arch. d'Anat. microsc., T. 6 (1903).*
45. **Lagerheim, G.**, *Om Quadrula subglobosa. Geol. Fören. Förhandl. Stockholm, Bd. 24 (1902).*
46. **Lang, A.**, *„Protozoa". Lehrb. d. vergl. Anat. d. Wirbellosen, 2. Aufl., Jena, G. Fischer, 1901.*
47. **Leduc, St.**, *Das Leben in seinem physikalisch-chemischen Zusammenhang (deutsch von Gradenwitz), Halle, L. Hofstetter, 1912.*
48. **Lehmann**, *Molekularphysik, 1888.*
49. **Leidy, J.**, *Fresh-water Rhizopods in North-America. Rep. of Unit. Stat. Geol. Surv. of the Territ., Vol. 12 (1879).*
50. **Liesegang, R. E.**, *Chemische Reaktionen in Gallerten, Leipzig 1898.*
51. — *Beitrag zu einer Kolloidchemie des Lebens, Dresden 1909 (vgl. auch Naturwiss. Wochenschr., 1910, No. 41).*
52. — *Nachahmungen von Lebensvorgängen. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 32 (1911), p. 636).*
53. **Lohmann, H.**, *Die Coccolithophoridae. Arch. f. Protistenk., Bd. 1 (1902), p. 89.*
54. **Meyer, Arthur**, *Untersuchungen über die Stärkekörner, Jena, G. Fischer, 1895.*
55. **v. Möller, V.**, *Die spiralgewundenen Foraminiferen des russischen Kohlenkalkes. Mem. Acad. Imp. St.-Pétersbourg, Sér. 7, T. 25 (1878).*
56. **Nathusius v. Königsborn**, *Untersuchungen über Hartingsche Körperchen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 49 (1890), p. 602.*
57. **Ostenfeld, C. H.**, *Thorosphaera, eine neue Gattung der Coccolithophoridae. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges., Bd. 28 (1910), p. 397.*
58. **Ostwald, Wilh.**, *Lehrbuch der allgemeinen Chemie, 2. Aufl. Bd. 2.*
59. **Ostwald, Wolfg.**, *Zur Lehre vom Plankton. Naturwiss. Wochenschr., N. F., Bd. 2 (1903).*
60. **Penard, E.**, *Quelques nouveaux Rhizopodes d'eau douce. Arch. f. Protistenk., Bd. 3 (1901), p. 414.*
61. — *Notiee sur les Rhizopodes de Spitzberg. Ebenda, Bd. 2 (1903).*
62. — *Etudes sur les Rhizopodes d'eau douce. Mem. Soc. Phys. Hist. nat. Gènève, T. 31 (1910).*
63. — *Ueber Pseudoquarze. Ebenda, p. 16.*
64. **Plateau, P.**, *Statique expérimentale et théorique des liquides, Paris 1873.*
64a. **Quincke J.**, *Ueber unsichtbare Flüssigkeitsschichten etc. Ann. d. Physik, 4. Folge, Bd. 7 (1902), p. 631 u. 701.*
65. **Rhumbler, E.**, *Nord-Plankton-Foraminiferen. Nord-Plankton, herausg. v. Brandt, Kiel, Bd. 14 (1905).*
66. — *Die Foraminiferen. I. Teil. Plankton-Exped. d. Humboldtstiftung Hensen, Kiel, 1911.*
67. — *Der Aggregatzustand und die physikalische Beschaffenheit des lebendigen Zellinhaltes. I. Ztschr. f. allgem. Physiol., Bd. 1 (1902), p. 183 u. Bd. 2 (1903), p. 279.*
68. — *Die anomogene Oberflächenspannung des lebenden Zelleibes. Merkel u. Bonnet, Anat. Hefte, Bd. 27 (1905), p. 861.*
69. — *Die Doppelschalen von Orbitolites. Arch. f. Protistenk., Bd. 1 (1902), p. 193.*
70. — *Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. I. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 7 (1898), p. 108.*
71. — *Beiträge zur Kenntnis der Rhizopoden. I—V. (Ztschr. f. wiss. Zool., 1891—1895.*
72. **Rosenbusch, H.**, *Mikroskopische Physiographie der petrographisch wichtigsten Mineralien, 4. Aufl., 1900.*
72a. **Sachs, J.**, *Ueber die Sphaerokristalle des Inulins etc. Bot. Zeitung, 1864, p. 77 und 85.*
73. **Schaudinn, F.**, *Untersuchungen an Foraminiferen. I. Calcituba polymorpha. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 59 (1895), p. 191.*
74. — *Die Fortpflanzung der Foraminiferen. (Biol. Ctbl., Bd. 14 (1894).*
75. **Schauf, W.**, *Ueber das optische Verhalten von Globigerinenschalen. Ber. d. Senckenbergschen Ges. Frankfurt, Bd. 27 (1898) u. Naturwiss. Rundschau, Bd. 14, No. 28, p. 363.*
76. **Schewiakoff, A.**, *Ueber die chemische Natur der Acantharienskelette. Mém. de l'Acad. de St.-Pétersbourg (8), T. 12 (1905).*

77. **Schröder, O.**, *Beitrag zur Kenntnis von Campanella umbellaria. Arch. f. Protistenkunde, Bd. 7 (1906), p. 200.*
78. — *Beitrag zur Kenntnis von Vorticella monilata. Ebenda, p. 399.*
79. **Schuberg**, *Bütschlis Untersuchungen über den Bau quellbarer Körper etc. Zool. Ctbl., Jahrg. 7 (1900), No. 21/22, p. 1.*
80. **Schultze, Max**, *Ueber den Organismus der Polythalamien, Leipzig 1854.*
80a. **Valentin, G.**, *Div Untersuchungen der Pflanzen- und Tiergewebe im polarisierten Licht. Leipzig 1861.*
81. **Verworn, M.**, *Biologische Protistenstudien. II. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 50 (1890).*
82. — *Psycho-physiologische Protistenstudien, Jena, G. Fischer, 1889.*
83. **Wallich, G.**, *On structural variation among the Difflugians Rhizopods. Ann. and Magaz. of Nat. Hist., 35, Vol. 13 (1864).*
84. **Wesenberg-Lund**, *Biol. Ctbl., 1900, p. 606.*
85. **Williamson, W. C.**, *On the structure of the shell and soft animal of Polystomella crispa. Transact. of micr. Soc., 1. ser., Vol. 2.*
86. — *On the minute structure of the calcareous shells of rec. spec. of Foraminifera. Ebenda, Vol. 3.*
87. **Winter, F. A.**, *Zur Kenntnis der Thalamophoren. I. Untersuchung über Peneroples pertusus. Arch. f. Protistenkunde. Bd. 10 (1907), p. 1.*
88. **Wüllner, A.**, *Lehrbuch der experimentellen Physik, 5. Aufl., Bd. 1 (1895), p. 364.*

IV. Die Skelettelemente der Spongien und Echinodermen.

A. Gestaltung und feinerer Bau, physikalische und chemische Eigenschaften.

1. Spongien.

a) Allgemeines.

Wie bei den Radiolarien besteht auch das Skelett der Spongien (Kiesel- und Kalkschwämme) im einfachsten Falle aus stab- oder nadelförmigen Kalk- oder Kieselkörpern (Stabnadeln), die entweder glatt oder gedornt sein können, deren Form und Größe aber in den einzelnen Fällen in fast unendlicher Weise variiert (Fig. 92).

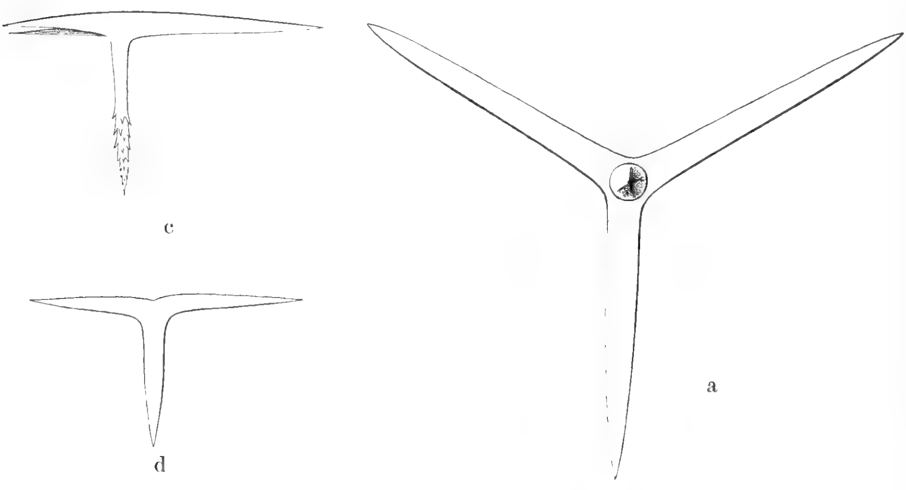


Fig. 92 a, c, d.

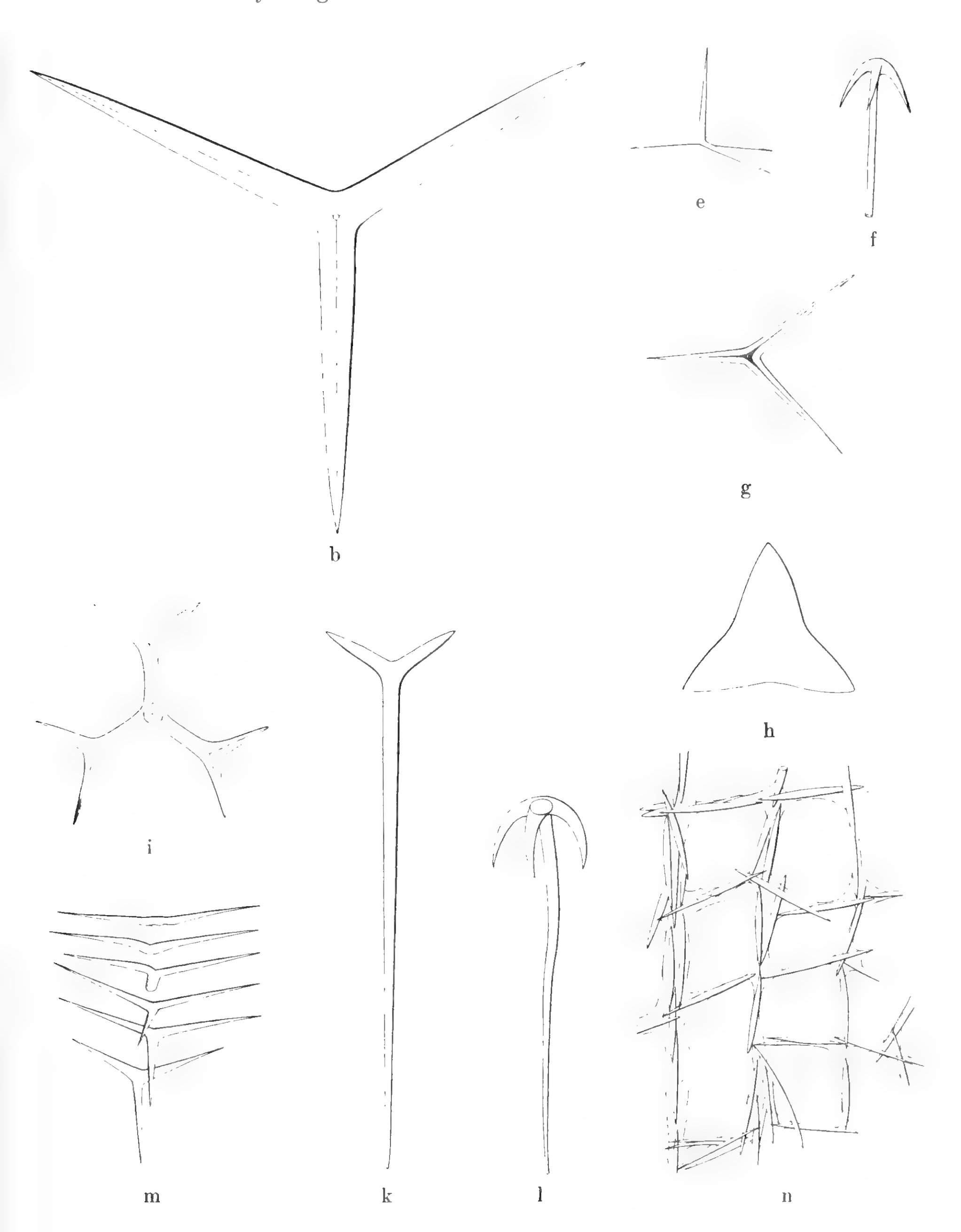


Fig. 92. Beispiele verschiedener Formen von Spongiennadeln. a Vierstrahler von *Leucaltis floridiana*, b Spiculum von *Ascetta primordialis*, c von *Ascalia cerebrum*, d von *Ascetta vesicula*, g und e Hornspicula von *Darwinella aurea*, f von *Geodia Barretti*, h von *Leucetta trigona*, i von *Stelletta discophora*, k von *Syculmis synapta*, l von *Ascortis lacunosa*, m von *Placortis simplex*, n Gerüstpartie aus einer *Pachychalina caulifera*.

Die Nadeln und Stäbchen können gerade oder gekrümmt sein; letzterenfalls kann sich die Achse einmal oder mehrmals biegen und kann dabei entweder in derselben Ebene bleiben oder daraus heraustreten. So kommt es zur Bildung mannigfach gestalteter Bogen, Spangen, Haken und Anker. Selten findet man beiderseits knopfartig verdickte Nadeln. Aeußerst zierliche Formen entstehen, wenn an einer geraden Stabnadel mehrere seitlich vorragende glattrandige oder gezähnte Querscheiben entwickelt sind, die von einem nach dem anderen Ende allmählich an Größe abnehmen. Sehr häufig kommen bei Kalkschwämmen sowie auch in der Gruppe der Tetractinelliden unter den Kieselschwämme typische Vierstrahler vor. Dreyer (25) hielt dieselben für die Ausgangs- und Grundform der Spicula aller anderen nadeltragenden Spongien mit alleiniger Ausnahme der Hexactinelliden unter den Kieselschwämmen, also besonders der Kalkschwämme, der Tetractinelliden und Lithistiden; auch bei Hornschwämmen, deren Skelettbildung im allgemeinen eine nach Material und Form ganz abweichende ist, finden sich bemerkenswerterweise bisweilen, wenngleich selten, typische Vierstrahler (Fig. 92 g, e). Meist wird aber das morphologische Element des Vierstrahlers mehr oder weniger alteriert, wie es gerade die lokalen Bildungsbedingungen und -bedürfnisse des Spongien-Organismus mit sich bringen. Das Spiculum dient als Baustein des Spongienskelettes und muß sich den Forderungen desselben anpassen. Die Spicula der Dermalseite sind daher meist anders gestaltet als die der Kanal- und Gastralwände und noch stärker werden die Abweichungen, wo es zur Bildung spezieller Anpassungen kommt, wie z. B. bei den kaminförmigen Stachelkränzen in der Umgebung der Oscula und den Wurzelschöpfen an der Basis mancher Spongien.

Die häufigste Veränderung, welche sich am Vierstrahler abspielt, besteht nach Dreyer „in der Unterdrückung der Bildung eines Stachels“ (des Apikalstrahles). So läßt er die Dreistrahler entstehen, welche zu den verbreitetsten Nadelformen gehören. Gerade umgekehrt läßt Haeckel Vierstrahler aus Dreistrahlern durch Neubildung eines vierten Strahles hervorgehen. Für ihn ist daher der Dreistrahler die Grundform. F. E. Schultze wieder hält es wie Dreyer für wahrscheinlicher, daß die Dreistrahler aus den Vierstrahlern durch „Verkümmerung oder Verkrüppelung eines Strahles“ entstehen. Die Reduktion der Stachelzahl kann jedoch noch weiter gehen und zur Bildung einfacher Stabnadeln führen und zwar soll dies nach Dreyer auf dreierlei Art und Weise geschehen. Einmal kann der Rückbildungsprozeß direkt vom Vierstrahler ausgehen, der Apikalstachel wird auf Kosten des basalen Tripodiums immer mehr verlängert; während das letztere ihm gegenüber stark zurücktritt, vertritt er den Hauptteil des Spiculums. In extremen Fällen sitzt das basale Tripodium als kleiner unscheinbarer Knoten am einen Ende des verlängerten Apikalstachels und es bedarf nur noch einer gänzlichen Rückbildung desselben, so ist der Apikalstachel zur Stabnadel geworden. Derselbe Vorgang kann sich auch beim Dreistrahler abspielen, auch hier kann durch extreme Verlängerung eines Stachels unter gleichzeitiger Rückbildung der beiden anderen eine Stabnadel entstehen. Drittens endlich kann umgekehrt ein Stachel des Dreistrahlers rückgebildet und die beiden anderen in der Entwicklung gestärkt und zur Stabnadel ausgezogen werden. Eine Stabnadel kann daher entweder einem oder zwei Stacheln des 4-strahligen Spiculums entsprechen. Ein anderer Faktor der Veränderung der typischen Grundform ist in der Variabilität der Winkelbildung gegeben. Am meisten schwankt der Winkel zwischen Apikalstachel und basalem Tropodium. Oft ist derselbe sehr groß, die Basalstacheln also nach unten sehr genähert und bilden so ein nach oben spitz zulaufendes Zelt, von dessen Spitze sich der Apikalstachel erhebt. Bei anderen Formen weichen die Basalstacheln immer mehr auseinander, der Winkel, den sie mit dem Apikalstachel bilden, verkleinert sich stetig, bis er endlich die Größe eines Rechten erreicht hat. Darüber hinaus geht die Verkleinerung des Winkels seltener, immerhin kommt

es jedoch noch häufig genug vor, daß derselbe zu einem spitzen Winkel wird. Die Basalstacheln krümmen sich dann nach oben, dem Apikalstachel zu und das Spiculum gewinnt so das Aussehen eines Ankers.

Analogen Schwankungen unterliegen auch die Winkel, welche die Basalstacheln des Vierstrahlers untereinander bilden und diejenigen zwischen den Stacheln des Dreistrahlers. Oft erfahren die Stachelenden, zuweilen auch die ganzen Stacheln hakenförmige Krümmungen und an den Stachelenden spielen sich noch eine große Reihe von anderweitigen Umgestaltungen und Differenzierungen ab. Besonders charakteristisch sind die wurzelartigen Wucherungen an den Stachelenden der Lithistiden. Diejenigen benachbarter Stachelenden verflechten sich innig miteinander und verbinden so die einzelnen Spicula zu einem zusammenhängenden meist sehr festen Skelett. Bei den Lithistiden-Abteilungen der Rhizomorinen und Megamorinen erstreckt sich diese unregelmäßige Wucherung über die ganzen Spicula und verwandelt so das Skelett in ein ganz unregelmäßiges knorriges Flechtwerk, an dessen Elementen keine bestimmte morphologische Gestaltung mehr zu erkennen ist (Dreyer).

„Wo wir bei den Spongien zusammenhängenden Skeletten begegnen, sind dieselben stets durch nachträgliche Verbindung vorher getrennter Spicula entstanden, deren morphologische Individualität auch nach der Verbindung meist noch deutlich erkennbar ist. Teils ist die Verbindung der Spicula eine rein mechanische, wie bei der erwähnten Wurzelverflechtung der Lithistiden, teils werden die Spicula durch um sie ausgeschiedene Hornmasse verkittet (Kieselschwämme) oder in Hornfaserstränge völlig eingebettet (Uebergang von Kieselschwämmen zu Hornschwämmen), teils endlich werden die aneinander gelegten Nadeln der einander benachbarten Spicula durch einen nachträglich gebildeten Kieselmantel verlötet" (dictyonine Hexactinelliden).

Es handelt sich bei diesen Ausführungen Dreyers, wie man leicht sieht, lediglich um morphologische Spekulationen, die über die wirklichen Vorgänge bei der Bildung der Spicula zunächst gar nichts aussagen. Wenn daher auch das Vorwalten des Drei- und Vierstrahlertypus bei den Skelettelementen der Kalk- sowie gewisser Kieselschwämme nicht geleugnet werden kann, so muß doch nachdrücklich darauf hingewiesen werden, daß auch hier, wie bei gewissen Radiolarien-Gruppen (Phäodarien, Acantharien) Skelettbildungen vorkommen, welche sich dem Vierstrahlerschema gar nicht oder doch nur sehr gezwungen fügen. Dazu gehören, abgesehen von den einfachen Stabnadeln, die wohl immer als solche entstehen und dann ganz überflüssigerweise mit Drei- oder Vierstrahlern in Beziehung gebracht werden, namentlich manche kugel- oder sternförmige Aggregate von Kieselnadeln, sowie die zierlichen „Amphidisken" der Süßwasserschwämme, die in vielen Varietäten vorkommen. Besonders bemerkenswert ist aber die Tatsache, daß, wie Lister (71) entdeckte, bei einer Gruppe von Kalkschwämmen (*Astrosclera*) das Skelett überhaupt nicht aus Spiculis, sondern aus typischen Sphäriten besteht, die sich gegenseitig polygonal abplatten (Fig. 93). Ebenso fällt die große Gruppe der Hexactinelliden ganz aus der Reihe.

Gerade bei ihnen finden wir aber einen wunderbaren Reichtum der schönsten und mannigfaltigsten Skelettelemente in Form von Kieselgebilden, denen die Achsengestalt des hexaëdrischen Kristallsystemes also drei gleich lange, sich unter rechten Winkeln schneidende Achsen zugrunde liegt (Fig. 94). Es kommt allerdings vor, daß, auch wenn alle 6 Strahlen ausgebildet sind, die eine Achse bedeutend länger ist als die beiden anderen, allein das sind, wie O. Schmidt bemerkt, individuelle Ausnahmen und fossile und lebende Spongien dieser Gruppe zeigen, daß die 3 Achsen diejenigen sind, welche die gegenüberstehenden Ecken des regelmäßigen Oktaëders verbinden.

Aus diesem Grundschema entwickeln sich nun wieder überaus mannigfaltige Formen. Die Enden der gleichlangen Strahlen können schirmartig verbreitert oder verzweigt sein, glatt oder mit Warzen besetzt. Vielfach fehlt ein Strahl, während die zugehörige Achsenhälfte dann sehr verlängert, verdickt und oft auch mit Stacheln besetzt ist (Tannenbaumform) (Fig. 94). Fehlt auch diese (also eine ganze Achse), dann bleiben nur 4 Strahlen in einer Ebene zurück. Schließlich kann nur eine Achse entwickelt sein, während von den beiden anderen manchmal noch Spuren zu sehen sind. Auch hier kommen wieder Schirmbildungen, Verzweigung etc. vor. Die Länge dieser Spicula wechselt auch außerordentlich. Es gibt winzige und andererseits Riesenformen.

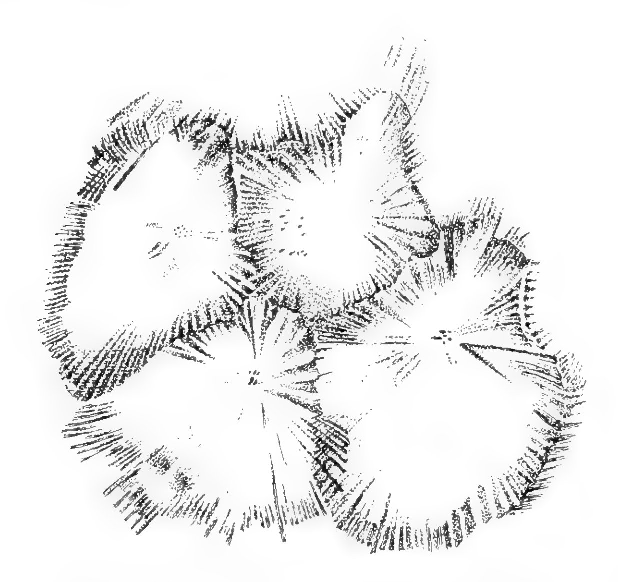


Fig. 93. Sphäritische Skelettelemente von *Astrosclera willeyana*. (Nach Lister.)

Die Valdivia-Expedition hat uns mit Kieselnadeln von Spongien bekannt gemacht, welche die Dicke eines Bleistiftes und die Länge von 1,5 m erreichen (!). Sie bestehen aus konzentrisch geschichteten Kiesellamellen und nachdem zunächst nur isolierte derartige Nadeln gefunden worden waren, gelang es schließlich vom felsigen Grunde aus etwas über 1000 m Tiefe die Schwammkörper in Verbindung mit den Nadeln zu erhalten. Der betreffende Kieselschwamm produziert nur eine einzige Nadel (nicht einen Schopf wie die Gattung *Hyalonema*), mittels deren er sich im Tiefenschlamm festheftet.

b) Die Spicula der Kalkschwämme.

Hinsichtlich des feineren Baues bestehen, ganz abgesehen von der chemischen Zusammensetzung, wesentliche Verschiedenheiten zwischen den Spiculis der Kalk- und der Kieselschwämme. Wir wollen zunächst die ersteren besprechen, die namentlich in optischer Beziehung außergewöhnliches Interesse beanspruchen. Während die Spicula der Kieselschwämme nach den bisher vorliegenden Untersuchungen eine organische Grundlage erkennen lassen und stets einfach brechend sind, enthalten die wesentlich aus Kalkspat bestehenden Spicula der Kalkschwämme nur äußerst geringe Mengen organi-

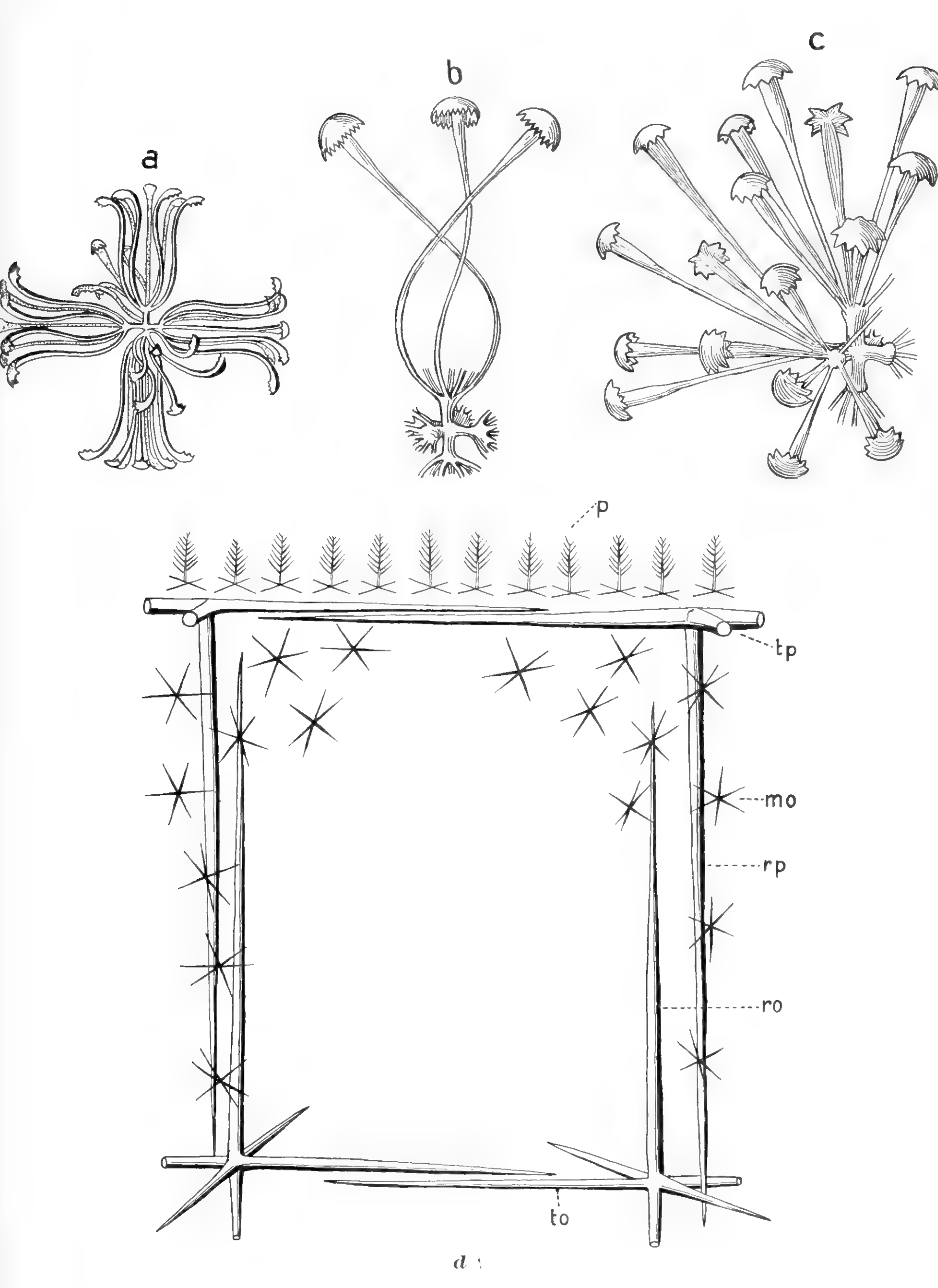


Fig. 94. Skelettelemente von Kieselschwämmen. a „Florikom" von *Dictyaulus elegans*. b „Diskohexaster" von *Saccocalyx pedunculata*. c „Diskohexaster" von *Dictyaulus elegans*. d Skelett von *Hyalonema Heideri*. *p* Pinulae, *tp* und *rp* Tangential- und Radialstrahlen der hypodermalen Pentaktine (Außengurtung), *to* und *ro* Tangential- und Radialstrahlen der parenchymalen Oxyhexaktine (Zwischengurtung), *mo* parenchymale Mikro-Oxyhexaktine. (Nach F. E. SCHULZE.)

scher Substanz und sind immer doppelbrechend. O. Schmidt (115, 116) und insbesondere Haeckel (38a) (auch Sollas, 135) nahmen auf Grund von Glühversuchen allerdings eine organische Substanz in den Nadeln an, die von Haeckel als „Spiculin“ bezeichnet wurde, während Kölliker die Existenz einer solchen bezweifelte. v. Ebner (28) konnte bei vorsichtigem Auflösen der Kalknadeln in verdünnten Säuren keinerlei Reste organischer Substanz bemerken. Bütschli (13), welcher den Bau der Kalkspicula eingehend studierte, sah ebenfalls bei Behandlung derselben mit äußerst verdünnter HCl, die etwas Methylenblau enthielt, nur sehr geringe Reste feingranulierter Substanz zurückbleiben, die „wie ein unregelmäßig verschrumpfter, ganz schlapper und äußerst dünnwandiger Schlauch erscheinen“. Beim Auflösen größerer Mengen von Nadeln in verdünnten Säuren erhielt er nie einen quantitativ bestimmbaren Rückstand; die Lösung war ganz klar. Kölliker hatte seinerzeit bei seinen Versuchen eine sogenannte „Spiculascheide“ zurückbleiben sehen, doch bezweifelt Bütschli, daß die von ihm beobachteten Reste als eine organische Umhüllung der Nadeln zu deuten sind. Dagegen gelingt es durch Anwendung von Alkalien eine wirkliche, die Form der Nadeln völlig bewahrende Scheide darzustellen. Schon Haeckel hatte der ätzenden Wirkung der alkalischen Laugen gedacht und erwähnt, daß die Spicula zerfressen oft siebartig durchlöchert nach Mazeration in Laugen sich darstellen (l. c. Bd. 1, p. 180). Bei längerer Einwirkung kann schließlich die ganze Nadel in eine körnige Masse zerfallen und sich innerhalb der wohlerhaltenen Scheide auflösen.

Das Bild ist nach Haeckel verschieden, je nachdem man einen regulären Vier- oder Dreistrahler im Aufblick auf das basale Tripodium oder in einer Lage untersucht, in der der wirklich vorhandene oder gedachte Apikalstrahl der Ebene des Objektträgers parallel liegt. Untersucht man z. B. flachliegende reguläre Dreistrahler von *Ascandra falcata*, so erkennt man an der Oberfläche der Nadel innerhalb der Spiculascheide eine schwer zu deutende Zeichnung, die den Eindruck einer feinen Punktierung macht (l. c. Fig. 43). Sieht man dagegen eine der stark gekrümmten Stabnadeln an, deren Achse in der Ebene der Krümmung liegt, so zeigt sich ein wesentlich anderes Bild (l. c. Fig. 44). Die Mitte der Nadel erscheint dann ganz glatt, dagegen sind die Ränder rauh und wie von lauter der Achse parallelen feinen Stäbchen zusammengesetzt, die nach der Mitte der Nadel hin zu einer einheitlichen Masse verschmolzen. Sehr kompliziert gestalten sich die Erscheinungen bei den kolossalen Nadeln, die, worauf noch zurückzukommen sein wird, einen ausgeprägten Schichtenbau besitzen. Bei solchen Nadeln wird durch Einwirkung der Lauge die Schichtung deutlicher, aber außerdem zeigt sich auf Querbruchflächen noch eine zackige, krenelierte Beschaffenheit der einzelnen Schichten, besonders in den Radien, die der Achse annähernd parallel sind (l. c. Fig. 45).

Ganz analoge Beobachtungen machte später auch v. Ebner (l. c.). Bütschli (l. c.) konstatierte dann, daß die Kalkspicula (von *Leucandra aspera*) durch 35-proz. KOH-Lauge schon in der Kälte nach 24 Stunden sehr angegriffen und die kleineren völlig zerstört werden. Jede Nadel läßt dabei „eine deutliche schöne dünne Scheide zurück, welche die ehemalige Spiculaform gut bewahrt und die sich bei Untersuchung mit starken Vergrößerungen als sehr feinwabig, einschichtig strukturiert erweist“. „Bei Behandlung mit sehr verdünnter

HCl bleiben diese Scheiden unverändert erhalten. In stärkerer Säure (35-proz.) verloren sie dagegen sehr an Substanz und fielen zu lockeren unregelmäßigen Hüllen zusammen". BÜTSCHLI ist geneigt daraus zu schließen, „daß die mit Kalilauge isolierten sogenannten Scheiden nicht wohl nur aus organischer Substanz bestehen können, sondern daß an ihrer Zusammensetzung auch anorganisches Material in irgendeiner Form, möglicherweise sogar $CaCO_3$ teilnimmt". Er erinnert daran, daß auch Calcosphäriten, „die aus reinen Lösungen von $CaCl_2$ und K_2CO_3 dargestellt wurden und daher auch nur aus $CaCO_3$ bestehen können, bei ihrer Auflösung in verdünnter Essigsäure eine äußere Hülle zurücklassen, jedoch auch von dem Inneren noch blasse, schwer bemerkbare Reste erhalten bleiben" (BÜTSCHLI, 13a). „Glüht man die durch Kalilaugewirkung erhaltenen rasch ausgewaschenen Scheiden, so tritt kein Zerfall derselben auf, vielmehr zeigt sich an den Präparaten, daß die Scheiden nach dem Glühen völlig erhalten sind. Dies dürfte ein sicherer Beweis dafür sein, daß sie in der Hauptsache aus anorganischer Substanz bestehen" (BÜTSCHLI).



Fig. 95. *Ascandra falcata.* Dreistrahler nach 24-stündiger Mazeration und Kochen in 10-proz. Kalilauge. Spiculascheide deutlich erhalten. (Nach v. EBNER.)

Schon bei seinen ersten Untersuchungen hatte BÜTSCHLI bemerkt, daß bei Behandlung der Kalknadeln mit starker Kalilauge hexagonale Täfelchen in großer Menge sich bilden, die unter gleichen Umständen auch pulverisierter Kalkspat liefert.

„Im mikroskopischen Präparat bemerkt man schon nach kurzer Zeit schwache granuläre Aetzerscheinungen an gewissen Stellen der Nadeloberfläche und schon nach einer Viertelstunde treten die ersten sehr kleinen hexagonalen Täfelchen auf der Oberfläche der Nadeln, seltener in der Umgebung auf. Bei etwas längerer Einwirkung tritt überall an der Oberfläche der Nadeln die schon von v. EBNER (28) eingehend geschilderte feine, gewöhnlich etwas granulär erscheinende Scheide hervor, die in dem Maße als die Calcitsubstanz der Nadeln aufgelöst wird, immer klarer erscheint (Fig. 95). Diese Scheide bleibt als Rest der früheren Oberfläche der Nadeln bis zum Ende des Auflösungsprozesses deutlich erhalten und liefert zugleich den sicheren Beweis, daß keine Spur von Aufquellung bei der Lösung der Nadeln auftritt. . . . Allmählich bedecken sich nun die Scheiden äußerlich mit immer mehr der schönen hexagonalen Täfelchen, die im mikroskopischen Präparat bis zu einem Durchmesser von etwa 0,016 mm heranwachsen; nach 24 Stunden sind die Scheiden schließlich meist dicht mit den Kriställchen inkrustiert" (Fig. 96).

Die gleichen Täfelchen hatte ich fast gleichzeitig und unabhängig auch bei Behandlung jugendlicher Schalen von *Helix pomatia* mit Kalilauge beobachtet und wie Bütschli gesehen, daß sie von Wasser sehr rasch zersetzt werden unter Abscheidung von kohlensaurem Kalk in Form von Rhomboëdern oder Globuliten. In der Folge hat sich dann herausgestellt, daß es sich um die Bildung eines Doppelsalzes aus Calciumkarbonat und kohlensaurem Kali: $(2\,CaCO_3 + 3\,K_2CO_3) + 6\,H_2O$ handelt.

Es ist schwer verständlich, wie Maas und Weinschenk (148) den klaren Auseinandersetzungen Bütschlis gegenüber, die ich bis in die kleinsten Einzelheiten bestätigen kann, die Wirkung alkalischer Laugen auf die Nadeln der Kalkschwämme völlig anders beschreiben und deuten wollen, indem sie dieselben aus Kalkspatrhomboëdern bestehen lassen, welche durch ein Netzwerk organischer Substanz vereinigt und zusammengehalten würden. Sie sprechen daher auch nicht von einer „Auflösung" der Nadeln, sondern von einer „Desaggregierung" ihrer einzelnen Bestandteile, „die vorher kristallographisch orientiert zusammenlagen und offenbar durch eine von der Lauge angreifbare Substanz zusammengehalten werden". Maas ist der Meinung, daß durch alkalische Laugen „wohl die einheitliche Beschaffenheit der Nadeln als ganzes, als organisches Gebilde, eine Veränderung erfährt, nicht aber ihr mineralischer Bestandteil dabei angegriffen wird". Er findet an isolierten Nadeln auch keine „Scheide" und setzt dieselbe „auf Rechnung der sezernierenden Zelle". Minchin und Reid (95) zeigten jedoch, daß an den mit Eau de Javelle isolierten Nadeln tatsächlich eine Scheide erhalten bleibt. Man wird nicht leugnen können, daß in der Histologie der Kalkspicula der Schwämme noch manche Punkte der Aufklärung bedürfen, im großen und ganzen aber dürfte wohl, soweit meine eigenen Erfahrungen reichen, die Auffassung von Bütschli das Richtige treffen.

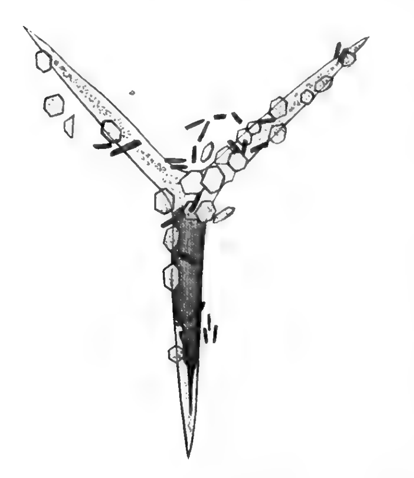


Fig. 96. *Leucandra aspera.* Dreistrahler, nach Behandlung mit Kalilauge bedeckt mit Kristallen von $(2\,CaCO_3 + 3\,K_2CO_3)$. (Nach Bütschli.)

Ein sehr beliebtes Mittel, um organische Substanz nachzuweisen, beruht auf dem Nachweis von Kohle und der dadurch verursachten Schwärzung oder Bräunung bei vorsichtigem Glühen. Schon v. Ebner hat gegen Haeckel hervorgehoben, daß die schwächere oder stärkere Bräunung geglühter Nadeln im durchfallenden Lichte nicht auf Verkohlung organischer Substanz, d. h. auf der Bildung schwarzer Kohlenteilchen, sondern auf dem Auftreten zahlreicher die Kalksubstanz durchsetzender Gasbläschen oder leerer Räumchen beruht (Fig. 97A). v. Ebner konnte in keinem Falle Kohle nachweisen. „Bei mäßigem Glühen werden die anfangs glashellen Nadeln bläulich-weiß bei auffallendem, bräunlich bei durchfallendem Lichte (ähnlich wie geglühter Tabaschir); bei stärkerem Glühen werden sie noch undurchsichtiger,

bleiben aber stets bläulich-weiß und werden niemals schwarz. Die bläulich-weiße resp. bläuliche Färbung beruht auf einer Zersetzung, wie sie freilich erst bei wesentlich höherer Temperatur auch am Kalkspat beobachtet wird. Glüht man die Nadeln stark auf dem Platinblech, so zerspringen sie und zerfallen in Staub." „Die Fragmente sind so klein, daß sie sich wie ein weißer Rauch erheben, wenn man das Erhitzen in einem Tiegel oder Glasröhrchen vornimmt, wobei sie sich an die Wände oder Tiegeldeckel niederschlagen" (Bütschli).

Nach Weinschenk (148) „werden die Nadeln bei verhältnismäßig viel niederer Temperatur trübe, als Kalkspat, bräunen sich dann schwach und dekrepitieren unter einem leichten Knall zu gleichmäßig feinem Staub, der aber wiederum aus nicht veränderten Kalkspatrhomboëdern besteht"; er fügt hinzu, daß „auch dieses völlig gleichmäßige Zerplatzen ebenso wie die Bräunung auf die gleichmäßige, feinste Verteilung eines organischen Netzwerkes hinweist". Ich habe dieses Ergebnis der Erhitzung ebensowenig wie Bütschli jemals bestätigen können. Die Nadeln zerspringen in sehr unregelmäßige kleinere bis größere Fragmente, häufig in Scheibchen quer zu ihrer Achse. Ganz ebenso schilderte dies auch schon v. Ebner, der noch angibt, daß das Zerspringen oft nach den Spaltungsflächen erfolge.

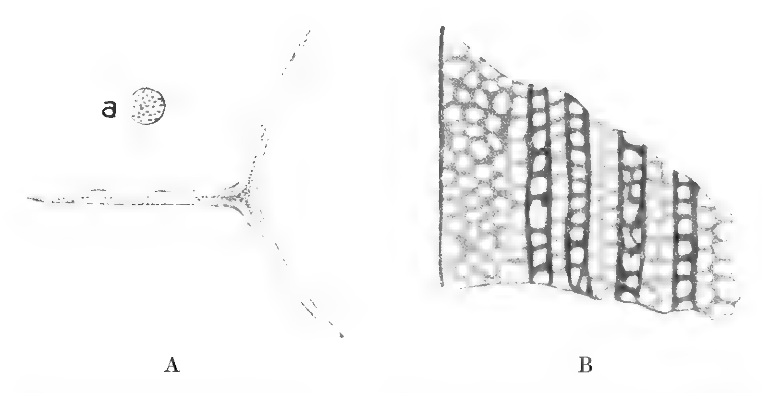


Fig. 97. A *Sycandra raphanus*. Geglühter Dreistrahler. *a* Querbruchplättchen eines Basalstrahles. B *Leucandra aspera*. Sehr dünnes Bruchstück einer erhitzten großen Stabnadel. Feinwabiger Bau mit abwechselnd hellen und dunklen Schichten. (A nach v. Ebner, B nach Bütschli.)

„Untersucht man solche stark geglühte Präparate von kleinen und winzigen Nadeln, so bemerkt man in der Achse oft eine anscheinend dunkle, fast schwarz aussehende körnige Masse, an anderen ist die Masse der Nadel wie von Körnern durchsetzt. Außerdem sieht man zahllose feine Schüppchen, welche von den zerstäubten Nadeln herrühren und die auch wie von dunklen Körnern durchsetzt erscheinen. Bei starker Vergrößerung zeigt sich aber, daß alle diese anscheinend dunklen Körner lauter Gasbläschen oder wenigstens kugelige Hohlräume sind, die von einer farblosen, das Licht ähnlich wie Luft sehr schwach brechenden Substanz eingenommen werden. Die Kügelchen erscheinen schwarz bei hoher, hellrötlich bei tiefer Einstellung (wie Luftbläschen)" (v. Ebner, l. c.). Bütschli bezieht

diese Erscheinung auf einen wabigen Bau der Masse der Kalkspicula, der besonders bei schwächerem Erhitzen deutlich hervortritt (Fig. 97B).

Er (l. c.) ist geneigt anzunehmen, daß auch schon im nichterhitzten Zustande eine solche Struktur vorhanden ist und bezieht sich dabei besonders auf die auch dann meist leicht nachweisbare Schichtung, die ja in der Tat beweist, daß die Substanz der Nadeln nicht absolut homogen sein kann, sondern an bestimmten Stellen eine chemisch oder physikalisch verschiedene Beschaffenheit haben muß, als an anderen. Darauf deutet auch der Umstand hin, daß bei fast jeder größeren Nadel entweder schon frisch oder nach mäßigem Glühen in der Achse eine feine Linie hervortritt, die aber nach Bütschli und v. Ebner nicht als ein dem sogenannten „Zentralfaden" der Kieselspicula entsprechendes Gebilde zu deuten wäre, sondern darauf beruhen sollte, daß die Achse der Nadeln „aus einer durch Glühen sowie durch Säuren und Laugen etwas leichter angreifbaren, also wohl anders zusammengesetzten Substanz besteht, wie die peripheren Teile, doch geht diese axiale Substanz ohne scharfe Grenze in die widerstandsfähigere der Peripherie über" (v. Ebner). Bütschli findet sie an geglühten Präparaten meist etwas lockerer wabig strukturiert.

Aus neueren Untersuchungen von Minchin (94) und Minchin und Reid (95) scheint aber doch unzweifelhaft hervorzugehen, daß wenigstens in gewissen Fällen ein organischer Achsenfaden sowie eine organische Spiculascheide auch in kalkigen Spongiennadeln vorhanden ist, was mit Rücksicht auf ihre später zu besprechende Entstehungsgeschichte von vornherein als sehr wahrscheinlich gelten muß. Werden Kalkspicula von Clathriniden mit einem Gemisch aus Pikrinsäure und Nigrosin behandelt, so erscheint nach Lösung des Kalkes die Spiculascheide sowohl wie auch ein zentraler feiner Achsenfaden tiefblau gefärbt. Vielfach verläuft dieser nicht ganz gerade, sondern etwas wellig, reicht aber meist bis zur Spitze des betreffenden Strahles, wo er die Spiculumscheide berührt, woraus Minchin auf ein Durchbohrtsein der Strahlen schließt. Im Zentrum der Dreistrahler (besonders deutlich bei *Clathrina coriacea*) erscheinen die 3 Achsenfäden durch äußerst zarte

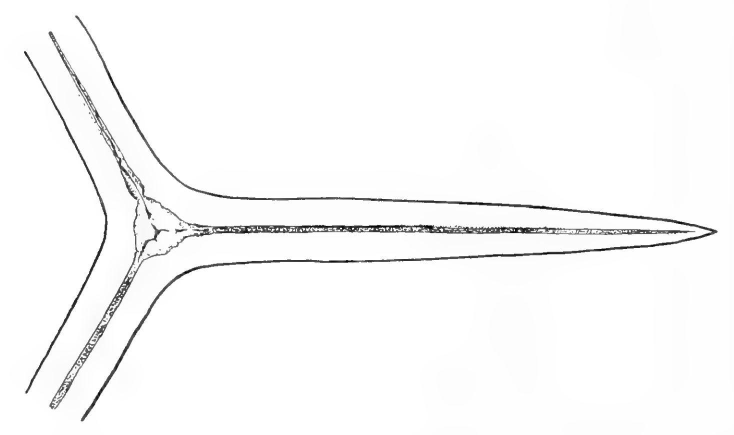


Fig. 98. *Clathrina contorta.* Basales Tripodium eines Vierstrahlers mit deutlichen Achsenfäden und Scheide. (Nach Minchin und Reid.)

gekrümmte Fädchen miteinander verbunden, wodurch ein kleines Dreieck entsteht, das von nach außen konkaven Bogen begrenzt wird (Fig. 98).

Das spezifische Gewicht der *Leucandra*-Nadeln bestimmte Bütschli zu 2,638 und 2,640; durch einstündiges Erhitzen wird es so gut wie gar nicht verändert, was damit in Uebereinstimmung steht, daß das Volum dabei keine merkliche Veränderung erfährt. „Berechnet man unter Voraussetzung eines Wassergehaltes von 4,8 Proz. das spezifische Gewicht der Kalksubstanz der Nadeln, so ergibt sich 2,88, was bei der Tatsache, daß dieselben relativ ziemlich viel $MgCO_3$ und etwas $CaSO_4$ enthalten, wie schon v. Ebner feststellte und Bütschli bestätigte, mit der Voraussetzung nicht schlecht in Einklang steht, daß die Hauptmasse der Nadeln Calcit vom spezifischen Gewicht 2,71 sei."

c) Die Spicula der Kieselschwämme.

Während die Spicula der Kalkschwämme ausnahmslos aus kristallinischem Kalk (Kalkspat) bestehen und nur unwesentliche Beimengungen von Mg, Na und H_2SO_4 enthalten, erscheinen die Skelettelemente der Kieselschwämme aus sogenannter amorpher, den Opalen und den künstlich herstellbaren Kieselgallerten entsprechender Kieselsäure gebildet. Darauf weist, ganz abgesehen von den später zu besprechenden optischen Eigenschaften, einerseits das spezifische Gewicht hin, welches nach Sollas (135) für die Nadeln einer Renieride und einer Lithistide 2,04 beträgt [das spezifische Gewicht der amorphen Kieselsäure beträgt nach v. Schaffgotsch (113) und H. Rose (111) durchschnittlich 2,2] andererseits der Umstand, daß die Kieselnadeln sehr leicht und schon in der Kälte durch starke Kalilauge angegriffen werden. Hinsichtlich des feineren Baues ist vor allem die ganz allgemein verbreitete Schichtung zu erwähnen (Fig. 99). „Die Schichtung der Spicula besitzt im allgemeinen den Charakter, welchen organische Produkte so häufig zeigen, d. h. es alternieren meist sehr feine, etwas verschieden stark lichtbrechende Schichten miteinander." Bütschli bringt auch hier die Schichtung in Zusammenhang mit einem feinwabigen Bau. Je nachdem das Volum der Hohlräumchen im Verhältnis zu der festen Substanz größer oder kleiner ist, wird die betreffende Schicht etwas schwächer oder stärker lichtbrechend sein. Es muß jedoch bemerkt werden, daß es Bütschli, abgesehen von einer einzigen Ausnahme, nicht gelungen ist, eine wabige Struktur an vorher nicht erhitzten Nadeln zu erkennen. Schon M. Schultze bemerkte, daß die Schichtung der Schopfnadeln von *Hyalonema* beim Erhitzen deutlicher wird, wobei sich dieselben zugleich bräunen, was Kölliker (63) auf Luft (Gas) bezieht, die in zahlreichen feinen Hohlräumen und Spalten auftritt. M. Schultze (126) war geneigt anzunehmen, daß in den Kieselnadeln Schichten von Kiesel- und organischer Substanz alternieren und daß dies „die Ursache der Schichtstreifung sei". Auch Kölliker spricht von „zarten zwischen den Kiesellamellen enthaltenen Lagen organischer Materie". Schon Bowerbank (5) war es aufgefallen, daß die sehr biegsamen und elastischen Nadeln von *Craniella cranium* beim Erhitzen in einer Spiritusflamme bis zur Weißglut ihren Durchmesser beträchtlich vergrößern. Bütschli beobachtete an den Nadeln von *Geodia* schon bei schwachem Glühen eine Dickenzunahme um etwa 42 Proz., während die Länge unver-

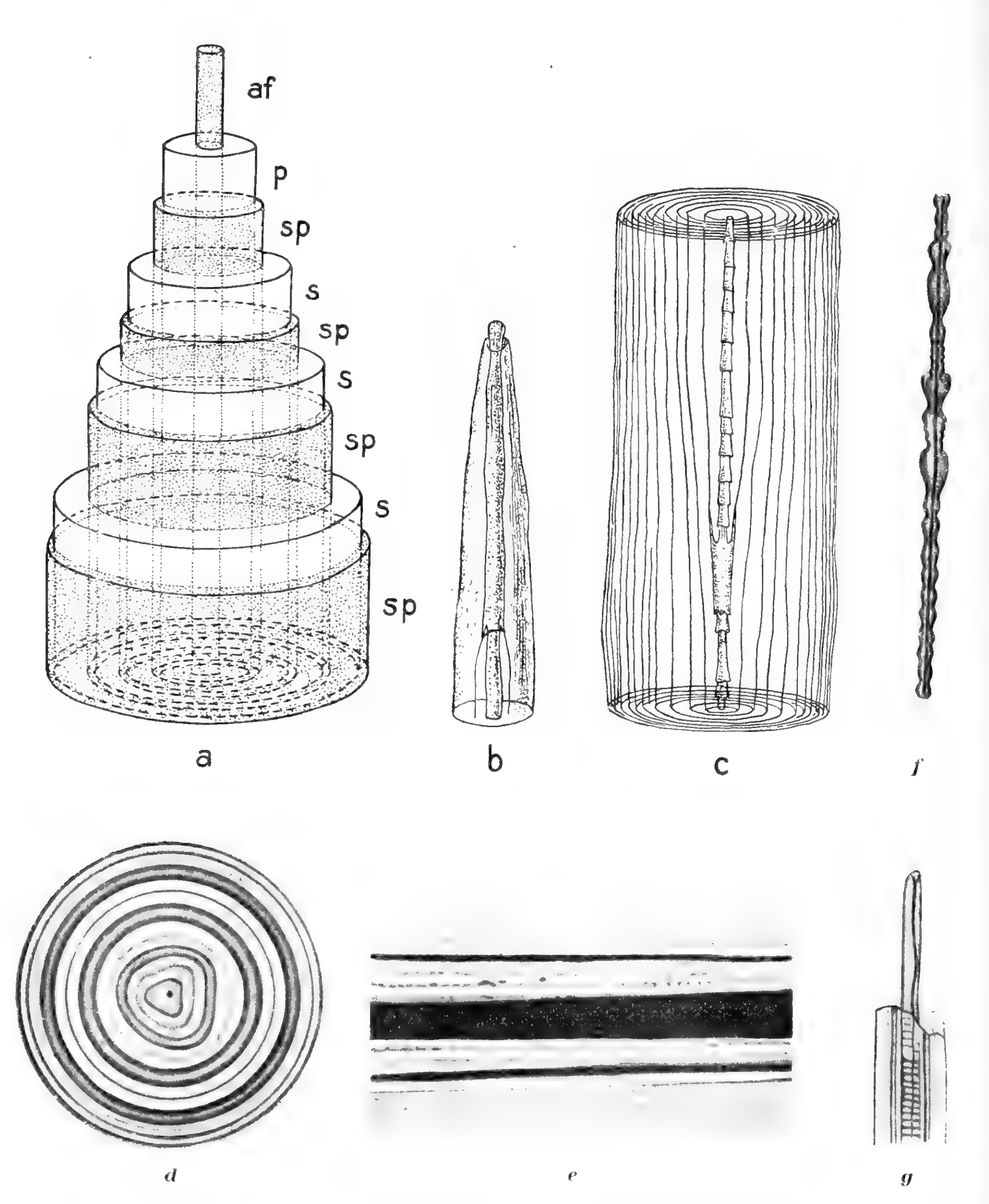


Fig. 99. Schema der Struktur einer geschichteten Kieselnadel. *af* Achsenfaden; *p* Protosiphon; *s* Siphone; *sp* organische Zwischenschichten. b Ende einer Nadel von *Monoraphis Chuni.* Der Achsenfaden ragt frei hervor. c Segment einer Kieselnadel mit knotigem Achsenfaden und sehr deutlicher Schichtung. d *Geodia placenta.* Querschnitt einer Nadel mit schön dreiseitigem Achsenfaden. Schichtung sehr deutlich. e *Tethya lyncurium.* Stabnadel schwach erhitzt. Der Achsenfaden tiefschwarz verkohlt. Die an den Zentralkanal grenzenden Schichten der Kieselsubstanz deutlich wabig. f *Geodia placenta,* Endteil eines mit FlH isolierten Achsenfadens, der dreikantig und mit zahlreichen Anschwellungen versehen ist. g *Tethya lyncurium* Bruchstück einer Stabnadel, der dreikantige Achsenfaden ragt ein Stück weit heraus. (a—c nach F. E. Schulze, d—g nach Bütschli.)

ändert bleibt. Damit geht Hand in Hand eine Trübung der Nadeln, welche im auffallenden Lichte weiß, im durchfallenden braun bis ganz undurchsichtig erscheinen. Wie schon KÖLLIKER (63) beobachtete, bleibt in der Regel eine äußerste, dünne Lage der Nadelsubstanz durchsichtig und homogen. Auch um den in der Achse jeder Nadel verlaufenden Kanal (Zentralkanal) findet sich manchmal eine ähnliche dünne unstrukturierte Schicht. Die den Zentralkanal ausfüllende organische Substanz, der von KÖLLIKER entdeckte „Zentralfaden", verkohlt natürlich beim Glühen und erscheint nun als schwarzbrauner bis ganz schwarz undurchsichtiger Strang (Fig. 99e). (Besonders deutlich bei *Tethya*, deren Achsenfäden viel dicker sind als bei *Geodia*.) Werden solche geglühte Spicula in Kanadabalsam durch den Druck des Deckglases zertrümmert, so erhält man zahlreiche Fragmente, an welchen man die durch das Glühen hervorgerufenen Strukturen ohne weiteres studieren kann. Mit Ausnahme der schon erwähnten äußersten und innersten Lage, treten in allen Schichten „eine Unmenge feinster Hohlräumchen auf, so daß die Struktur der Substanz jetzt eine durch und durch feinwabige ist". An einzelnen Splittern konnte BÜTSCHLI stellenweise eine ganz deutliche konzentrische Gruppierung der Wabenräumchen um einen Mittelpunkt feststellen, d. h. sie nehmen den Charakter sphärokristallinischer Bildungen an. Aehnliches sah BÜTSCHLI auch an geglühten Fragmenten künstlich dargestellter Kieselgallerten. Nicht nur in Balsam, sondern auch in jeder anderen Flüssigkeit bleibt die geschilderte Mikrostruktur vollkommen deutlich und es muß hieraus gefolgert werden, daß die Wabenräume völlig abgeschlossen sind.

M. SCHULTZE und KÖLLIKER suchten die Veränderung der Kieselnadeln beim Glühen teils von dem Gehalt der Kieselsubstanz an organischer Substanz, teils von dem Wassergehalt derselben abzuleiten. Beides kommt bei der Bildung der gaserfüllten Räumchen sicher in Betracht. Doch glaubt BÜTSCHLI, „daß die Erscheinung in erster Linie auf den Wassergehalt zurückgeführt werden muß". „Ueber den Wassergehalt der lufttrockenen Kieselnadeln hat namentlich SOLLAS (134) bei den Tetractinelliden eine Anzahl sorgfältiger Bestimmungen ausgeführt, während ihn zuvor schon SCHULTZE (l. c.) in einem Fall zu 7,16 Proz. ermittelt hatte." „SOLLAS isolierte die Nadeln durch Kochen mit rauchender HNO_3, entfernte dann sorgfältig wenn nötig Verunreinigungen und pulverisierte die ganz gereinigten trockenen Nadeln im Achatmörser. Hierauf wurde das Pulver nochmals mit rauchender HNO_3 gekocht, um den Achsenfaden möglichst zu zerstören. Endlich wurde bei 98^0 getrocknet. Bei schwacher Rotglut ließ sich etwa $^2/_3$ des Wassers austreiben; zur völligen Entfernung des H_2O wurde 5—10 Minuten so stark wie möglich über einem ‚Herapath' geglüht. Der bei 7 Arten auf diese Weise bestimmte Wassergehalt schwankte zwischen 6,1 und 7,34 Proz." Zu ganz entsprechenden Werten (6,78 Proz.) gelangte auch BÜTSCHLI. Ihm verdanken wir auch eine vollständige Analyse eines sehr reinen Materials von Kieselnadeln von *Geodia placenta*, die das folgende Resultat ergab:

SiO_2 = 92,55 Proz.
MgO = 0,19 „
K_2O = 0,65 „
Na_2O = 0,82 „
H_2O = 5,96 „
100,17

Tonerde, Eisen und Kalk waren in Spuren nachweisbar. Der Gehalt an organischer Substanz war gegenüber der Menge der anorganischen Substanzen immer so gering, daß er nicht oder kaum bestimmbar erscheint. Jedenfalls erscheint die organische Substanz der Kieselspicula im Vergleich zu deren Wassergehalt äußerst gering. Bütschli bezieht daher auch das Hervortreten der feinwabigen Struktur beim Glühen hauptsächlich auf das Verdampfen des Wassers. Er ist der Meinung, daß eine solche Struktur auch schon in der nicht geglühten Nadel besteht, „jedoch zu fein, um mikroskopisch sichtbar zu sein; beim Glühen tritt eine Verdampfung des in den Wabenhohlräumchen eingeschlossenen Wassers ein und damit eine Erweiterung derselben bis zur Sichtbarkeit“ (Bütschli). Vosmaer und Weysman (145) haben neuerdings vorgeschlagen, die Kieselmasse der Spongiennadeln als „Spicopal“ zu bezeichnen.

Dasjenige Strukturverhältnis, welches die Spicula der Kieselschwämme denen der Calcispongien gegenüber ganz besonders charakterisiert, ist in dem Vorhandensein eines sehr deutlichen organischen Achsenfadens (Zentralfaden) bei jenen gegeben. Derselbe zeichnet sich durch starkes Lichtbrechungsvermögen aus und scheint nach Bütschli in den Nadeln, wie sie gewöhnlich zur Untersuchung vorliegen, fest und spröde zu sein. Im optischen Querschnitt erscheint der Faden bei den Tetractinelliden stets deutlich dreieckig, bisweilen aber auch sechseckig. Dies läßt sich bisweilen auch an isolierten Achsenfäden ganz deutlich an den entsprechenden herablaufenden Kanten erkennen (Fig. 99). „Entsprechend der dreiseitigen Bildung des Achsenfadens ist auch der Querschnitt dünnerer Nadeln und der der jugendlichen Nadeln wohl allgemein, deutlich dreiseitig mit stark abgerundeten Kanten. An den dicker werdenden Spiculis verliert sich die Dreiseitigkeit immer mehr, je stärker sie werden, so daß sie schließlich einen kreisförmigen Querschnittumriß erhalten. Bei *Geodia* erscheinen die Achsenfäden vielfach durch Einschnürungen gegliedert und oft geradezu perlschnurförmig (Fig. 99). Bisweilen, wiewohl nicht regelmäßig, zeigt auch die Kieselrinde solcher Nadeln schwache Einschnürungen, welche unverkennbar jenen des Achsenfadens entsprechen.“

d) Der Einfluß der Achsenfäden auf die Form und das Wachstum der Kieselspicula.

Wenn schon diese Tatsache deutlich darauf hinweist, daß die Achsenfäden während des Wachstums der Nadel deren Form wesentlich mitbeeinflussen, so geht dies doch noch überzeugender aus einer Reihe anderer Beobachtungen hervor. M. Schultze (l. c.) fand in den großen Stabnadeln des Schopfes von *Hyalonema*, daß bei einigen „der Achsenkanal (und daher wohl auch der ihn erfüllende Zentralfaden) durch einen kurzen ebenfalls sehr feinen Querkanal rechtwinklig gekreuzt“ wird, und daß gelegentlich „statt des einfachen

Querkanals auch zwei unter rechtem Winkel sich kreuzende vorkommen können". Es finden sich dann Spicula (einfache Stabnadeln), in welchen dem Querkanal entsprechend leichte Anschwellungen außen sichtbar werden, und von diesen Formen bis zu vollkommenen Sechsstrahlern finden sich alle Uebergänge. So ist auch nicht zu verkennen, daß die Lage der 3 Ankerarme der Vierstrahler der Tetractinelliden mit den 3 Kanten des Achsenfadens zusammenfällt (Bütschli). Marshall (90) beschreibt Fälle, wo sich der Zentralkanal (resp. Achsenfaden) teilt oder einen Zweig abgibt. Wenn man die Figur betrachtet, welche Marshall von ankerförmigen Spiculis von *Geodia canaliculata* abbildet, so erhält man durchaus den Eindruck, als ob der Achsenfaden das zuerst Gebildete und in seiner Verzweigung Formbestimmende für die sekundär aufgelagerte Kieselsubstanz wäre. Es hat, wie Marshall bemerkt, den Anschein, „als ob, wenn die Nadel als solche schon fertig ist, irgendwo der Zentralkanal (resp. Zentralfaden) einen Nebenast abgäbe, der, indem er weiterwächst, die Kieselsubstanz der ursprünglichen Hülle auflöst, diese durchbricht und sich dabei selber in dem Maße, wie er wächst, eine neue Kieselhülle bildet". Es würde dabei vorauszusetzen sein, daß das Plasma (?) im Inneren des Hauptkanales durch die offene Mündung in direktem Zusammenhang mit der lebenden Substanz des Schwammkörpers steht. Ein solches Verhalten hat Haeckel (38a p. 175) auch für die Nadeln der Kalkschwämme gemutmaßt und gibt ferner an (Die Radiolarien, 1862, p. 263, 358, 360), daß auch die Kieselgebilde mancher Radiolarien (*Aulosphaera*, Radialstacheln von Cölodendriden und von *Aulacantha scolymantha*) innerhalb eines weiten Zentralkanales Plasma enthalten. Marshall will ein gleiches Verhalten an den mit einer nur dünnen Kieselhülle versehenen biegsamen Nadeln eines Schwammes der Gattung *Stelletta* beobachtet haben. Kölliker (63) hat 2 Möglichkeiten des Wachstums der Nadeln mit Zentralfaden angenommen. „Entweder wächst der Faden im Innern der Nadel mit und wird die Kieselerde an seinen Enden fortwährend aufgelöst, um seinem Wachstum Platz zu machen, oder es liegt derselbe in wachsenden Nadeln an seinen Enden frei zutage, wächst hier durch Aufnahme von Stoffen aus dem umgebenden Parenchym und erhält an seinen Seiten immer neue Ablagerungen von Kieselerde." Kölliker ist sehr geneigt, der letzteren Annahme zu huldigen, besonders da er manche Nadeln gefunden hat, wo der Zentralfaden faktisch frei liegt. Er will sich aber nicht sicher entscheiden, und zwar besonders auf Grund der Tatsache, daß z. B. bei *Hyalonema* das Achsenkreuz der rudimentären Sechsstrahler weit vor der Oberfläche endet. Hiergegen hat aber Claus richtig bemerkt, daß dies eher für als gegen Köllikers Hypothese spricht. Claus formuliert seine Hypothese sogar dahin, „daß die Oeffnung des Zentralkanales als Bedingung für das Längenwachstum des Zentralfadens anzusehen ist".

Auch die neueren Beobachtungen von Bütschli scheinen darauf hinzuweisen, daß ein Längenwachstum der Kieselnadeln nur dann und nur solange erfolgen kann, als die organische Achsensubstanz wenigstens am einen Ende frei liegt. Nadeln, welche aus mit Dahlia gefärbten Fragmenten von *Tethya* durch Zerzupfen isoliert worden waren, zeigten zum Teil die Achsenfäden lebhaft rot gefärbt; dies war aber, wie sich bei genauer Untersuchung herausstellte, immer nur

dann der Fall, wenn entweder durch Bruch der Nadel, oder weil das eine Ende von Natur aus offen ist, der Achsenfaden dem Farbstoff frei zugänglich war. Niemals war an völlig geschlossenen Spiculis eine Färbung zu erkennen. Der intakte Kieselmantel schützt den umschlossenen Faden absolut vor dem Eindringen irgendwelcher Flüssigkeiten. Bütschli konnte sich nun mit Sicherheit überzeugen, „daß, abgesehen von zufällig zerbrochenen verletzten Nadeln, tatsächlich zahlreiche Stabnadeln vorkommen, deren spitzes Ende geöffnet ist und deren Achsenfaden hier freiliegt. Besonders häufig ist dies namentlich bei den langen schlanken Stab-

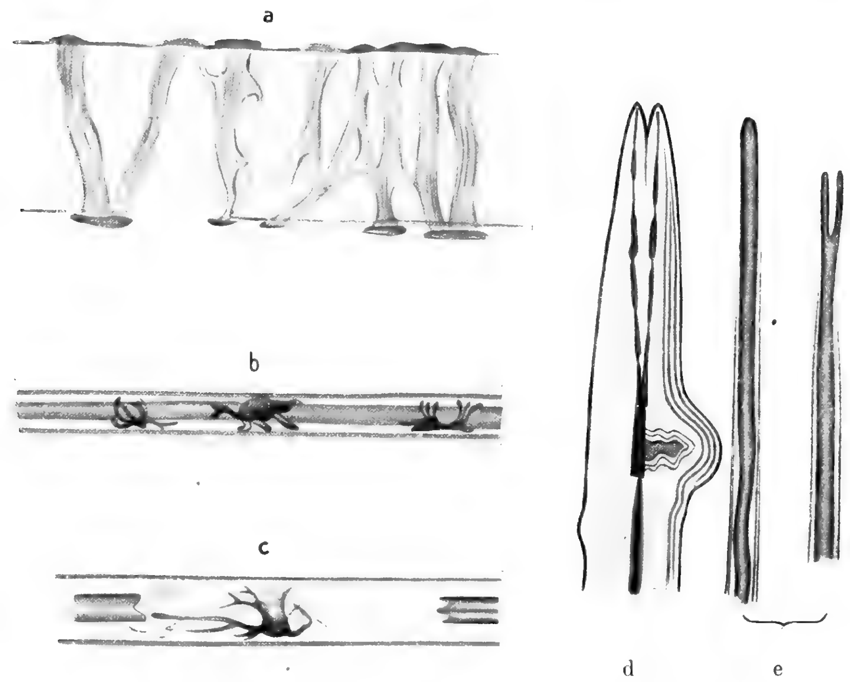


Fig. 100. *Tethya lyncurium.* a Teil einer mit Dahlia gefärbten Kieselnadel mit umgürtenden Zellen (Silikoblasten?). b und c Teile von Stabnadeln, in denen der mit Dahlia gefärbte Achsenfaden etwas geschrumpft ist, zwischen ihm und der Wand liegen gefärbte, zellenartige Körper mit Ausläufern, die den Achsenfaden umgürten. d Endteil einer etwas abnormen von *Geodia placenta.* Der Achsenfaden gabelt sich vor dem Ende, so daß dieses selbst zweispitzig ausläuft. Außerdem besitzt der Achsenfaden etwas vor der Gabelstelle einen unregelmäßigen Auswuchs, der einen entsprechenden Auswuchs der Nadel bedingt hat. e Lange und feine jugendliche Stabnadeln aus der Markmasse der Achsenfaden mit Dahlia gefärbt, läuft an dem dünneren Ende der Nadel frei aus, indem die Kieselhülle immer dünner wird und schließlich ganz aufhört. (Nach Bütschli.)

nadeln, die sich in den leichter zerreißbaren Zügen der Marksubstanz finden“ (Fig. 100e). Wie die Figuren erkennen lassen, verdünnt sich die Kieselsubstanz an dem spitzen Enden der Nadeln immer mehr, so daß sie schießlich als ein äußerst feiner Saum endigt, der dicht vor dem Ende des Achsenfadens ganz erlischt. Schon Kölliker hat, wie erwähnt, bei *Tethya* häufig Nadeln gefunden, „bei denen das Ende des Zentralfadens frei zutage liegt“, ja zum Teil ein Stück weit über das Nadelende vorragte. Er beurteilt diese Befunde sehr richtig als nicht völlig

ausgebildete Nadeln, deren eines Ende noch keinen Abschluß gefunden hat, und betrachtet sie daher auch als wichtig für die Auffassung des Nadelwachstums überhaupt. In dieser Hinsicht ist sehr beachtenswert, daß Bütschli in seinen Präparaten „auch vereinzelten, fast ganz freien Achsenfäden begegnete, die nur in der mittleren Region von einer äußerst dünnen, schwächer brechenden Scheide" (also wohl Kieselsubstanz) umhüllt waren. Das eine Ende solcher Fäden war stumpf abgerundet, das andere dagegen verschmälert.

Es ist von größtem Interesse, diese Befunde Bütschlis mit den neuen Beobachtungen Häckers über die Entwicklung der Radialstacheln gewisser Radiolarien zu vergleichen, indem in beiden Fällen eine organische wachsende Grundlage das eigentlich Formbestimmende der betreffenden Skelettelemente darstellt.

Dies prägt sich ganz besonders deutlich aus, wenn an den sonst einfachen Stabnadeln ausnahmsweise der Achsenfaden sich verzweigt. Immer zeigt sich, daß solche Ausläuferbildungen, welche sowohl bei *Geodia* wie *Tethya* an den Achsenfäden häufig als meist kurze, zuweilen jedoch auch längere dünne seitliche Fortsätze auftreten, „nicht ohne Einfluß auf die Gestalt der Nadel sind, die wenigstens vorübergehend eine schwache Verdickung auf derjenigen Seite besitzt, welcher der Ausläufer angehört". „Wahrscheinlich ist sogar, daß jeder solcher Ausläufer vorübergehend eine kleine Endspitze der Nadel bildete, daß daher solche mit Ausläufern versehene Nadeln vorübergehend mehrspitzig enden. Beim Weiterwachsen wurden jedoch die dicht genäherten Spitzen von gemeinsamen Kieselschichten umscheidet und wieder zu einem einheitlichen Ende vereinigt. Nahe verwandt mit den Ausläufern sind daher auch die nicht sehr selten vorkommenden Gabelungen des Achsenfadens, wie sie in Fig. 100d von einer Stabnadel der *Geodia* abgebildet sind. Die Gabelung des Fadens führt hier stets eine solche des betreffenden Nadelendes mit sich; gleichzeitig zeigt die abgebildete Nadel kurz vor der Gabelungsstelle noch einen ansehnlichen ziemlich unregelmäßigen Auswuchs des Achsenfadens, welcher eine entsprechende Protuberanz der Nadel bewirkt hat". (Bütschli.) „Aus einigen Abbildungen von Sollas geht hervor, daß Anomalien der Nadeln bei gewissen Tetractinelliden nicht selten vorkommen, und daß sich auch der Achsenfaden dabei beteiligt, wahrscheinlich sogar die erste Veranlassung dazu gibt." Jedenfalls ergibt sich aus dem Mitgeteilten, daß die Achsenfäden „stets, wenn auch vielfach nur vorübergehend, die Nadelform stören, und daß die Abweichungen der letzteren von der normalen Beschaffenheit auf solche Irregularitäten des Fadens zurückzuführen sind. Im allgemeinen scheint die Form der Nadel gewissermaßen durch sukzessive Ablagerung der Kieselsubstanz über den Achsenfaden modelliert zu werden." (Bütschli.) Sollte, was keineswegs ausgeschlossen erscheint, Längenwachstum auch an Nadeln noch erfolgen können, bei welchen der Achsenfaden schon völlig von Kieselsubstanz umschlossen ist, so bleibt, soviel ich sehe, kaum eine andere Möglichkeit übrig, das Wachstum und die Verzweigung der Nadeln, falls ein solches an schon verkieselten Elementen überhaupt erfolgt, zu erklären, als die Annahme, daß die Achsenfäden die Fähigkeit besitzen, die Kieselsubstanz wieder

von innen her aufzulösen. Zugunsten einer solchen Annahme ließe sich auch auf die von Marshall (l. c.) beobachtete Tatsache hinweisen, daß in dem alten Gittergewebe von *Aphrocallistes* das Lumen der Zentralkanäle der ursprünglichen Nadeln beträchtlich weiter ist, als im jungen. Nimmt man nun, wie dies auch Carter getan hat, an, daß der plasmatische Inhalt der Zentralkanäle die umgebende Kieselsubstanz wieder aufzulösen vermag, so würde die Erscheinung ohne weiteres erklärt sein. Dafür, daß die Kieselerde der Spongiennadeln nicht so unveränderlich ist, wie man gewöhnlich annimmt, scheint auch eine Beobachtung zu sprechen, welche Kölliker an gewissen sternförmigen Körpern einer unbekannten Spongie machte, von denen einer in Fig. 10 Taf. VIII seiner Icones I dargestellt ist. Man erkennt hier von außen eindringende zylindrische Höhlungen, die mehr oder weniger weit gegen den Zentralkanal vordringen und denselben sogar erreichen. Manche Sterne und Nadeln fand Kölliker so von diesen Bildungen durchsetzt, daß der Gedanke an einen krankhaften Zustand naheliegt. Dem Anschein nach enthalten diese Kanäle eine ähnliche organische Substanz wie der Zentralkanal.

e) Chemische Beschaffenheit der Kieselspicula.

Wenn, wie nicht zu bezweifeln ist, den Achsenfäden eine ganz wesentliche Bedeutung für die Gestaltung und das Wachstum der Kieselspicula zukommt, so erscheint es doppelt wichtig, etwas Näheres über ihre morphologische und insbesondere ihre chemische Beschaffenheit zu erfahren. Schon Kölliker (l. c.) hat zu diesem Zwecke die Fäden mit Flußsäure isoliert und so zum erstenmal gezeigt, daß der Zentralkanal von einem Faden organischer Substanz ausgefüllt wird, welcher übrig bleibt, wenn die Kieselhülle aufgelöst wird. Sollas (l. c.), welcher die Versuche Köllikers wiederholte, gibt an, daß beim Auflösen der Kieselnadeln auch ein Rest in Form einer zarten, schwer erkennbaren Scheide zurückbleibt, die der äußersten Schicht der Spicula entspricht. Bütschli fand dies auch bei Auflösung geglühter Nadeln bestätigt. Doch löste sich schließlich auch diese Rindenschicht auf und kann daher nicht als organische Scheide gelten, dagegen blieben von der aufgelösten Kieselsubstanz der geglühten Nadeln „zarte bräunliche und daher auch jedenfalls verkohlte Reste zurück. Dieselben erschienen häufig wie ein zartes feinkörniges Gerinnsel in dem Hohlraum der teilweise aufgelösten Nadel oder umlagerten als eine gerinnselartige Umhüllung den isolierten Faden. Endlich fanden sich auch aufgelöste Nadeln, deren Gestalt und Umrisse noch ganz deutlich durch solche gerinnselartige Reste erhalten, ja an denen sogar teilweise noch die Schichtung angedeutet war“. Diese Ergebnisse scheinen zu erweisen, daß auch der eigentlichen Kieselsubstanz eine sehr geringe Menge organischer Substanz beigemischt ist, und zwar nicht nur, wie Sollas meint, in der äußersten Schicht, sondern vermutlich durch die gesamte Kieselmasse hindurch. Eine regelmäßige Abwechslung von Kieselschichten und Schichten organischer Substanz (Spiculin) hält F. E. Schulze auch in seiner neuesten Spongienarbeit (1904) für typisch bei den Nadeln der Hexactinelliden (vgl. Fig. 99). Die innerste den Zentralfaden unmittelbar umgebende Kieselhülle (Protosiphon) unterscheidet sich von den folgenden (Siphone) durch geringeres Lichtbrechungsvermögen und größeren Gehalt an

organischer Substanz. In jungen Nadeln ist nur der Protosiphon vorhanden und am Ende offen. Sehr starke adventitielle, vom umgebenden Bindegewebe gebildete Scheiden, die aus einer spongin-ähnlichen Substanz (Fibrospongin) bestehen, hat F. E. SCHULZE namentlich bei den riesigen Spiculis von gewissen Hexactinelliden (*Monoraphis*) beobachtet. Im Gegensatz zu den einfachbrechenden Kieselschichten sind die Spiculinlamellen sowie der Zentralfaden (negativ) doppelbrechend, und zwar fällt bei letzterem die optische Achse mit der Längsrichtung zusammen, während sie in den Lamellen senkrecht zur Oberfläche (radial) steht.

Ganz im Gegensatz zu den noch in situ befindlichen, sind die isolierten Fäden äußerst biegsam und von geringer Festigkeit. Die Reaktionen derselben sind durchaus die des Eiweißes. Sie geben die Xanthoproteïnreaktion, färben sich mit MILLONS Reagens schön rot, wobei sie meist beträchtlich aufquellen und einen deutlich wabigen Bau erkennen lassen. Mit schwacher Jodtinktur färben sich die Fäden (*Geodia*) gelb bis gelbbraun. Behandlung aufgetrockneter Fäden unter dem Deckglas mit künstlichem Magensaft bei 40° ergab langsame Lösung.

f) Optisches Verhalten der Kalkspicula.

Wie die Spicula der Kieselschwämme durch ihre merkwürdigen Strukturverhältnisse, so bieten jene der Calcispongien vorwiegend durch ihre optischen Eigenschaften Interesse dar, und wie bei jenen die mikroskopisch erkennbaren Bauverhältnisse zur Bildungsgeschichte der betreffenden Skelettelemente in nächster Beziehung stehen, so schien auch das sehr eigenartige optische Verhalten der Kalkspicula zunächst Licht auf die Art ihrer Bildung zu werfen. Freilich hat sich dies bald als trügerisch herausgestellt. Schon HAECKEL sprach in seiner Monographie der Kalkschwämme Vermutungen aus über das Wesen der Spongienspicula. Nach ihm sind die Kalkschwammnadeln einheitliche Kristalle, die Abweichungen derselben von gewöhnlichen Kristallen, welche sich in der äußeren Form etc. äußern, erklärt er aus den abweichenden Bedingungen, unter denen ihre Bildung innerhalb eines lebenden, aktiv tätigen Organismus stattfindet. Der Vorgang der anorganischen Kristallisation wird modifiziert durch die Tätigkeit des lebenden Protoplasmas. Diesen Bildungsvorgang, bei welchem anorganische und organische Prozesse gemischt zusammenwirken, nennt HAECKEL Biokristallisation, das Produkt, die Spicula, Biokristalle. Die morphologischen Achsen eines drei- oder vierstrahligen Spiculums repräsentieren die Achsen des Kristalles. Diese Theorie der Biokristallisation wurde jedoch bald verlassen wegen verschiedener Schwierigkeiten, die sich ihrem Verständnis entgegenstellten. Besonders war die Annahme, daß die Achsen der Schwammnadeln den Kristallachsen entsprechen sollten, nicht haltbar, denn die morphologischen Achsen der Spicula haben nichts zu tun mit den Achsen eines echten Kristalles, die ja als solche in Wirklichkeit gar nicht existieren, sondern physikalisch ausgezeichnete gleichwertige Richtungen sind, die sich durch das ganze Kristallindividuum hindurch verschieben lassen. (DREYER.)

Das Problem der Spiculumbildung blieb seitdem lange Zeit

ruhen, bis V. v. Ebner seine bahnbrechenden Untersuchungen (28) dieses Gegenstandes veröffentlichte".

v. Ebner ging, wie er sagt, anfänglich von der Erwartung aus, daß die Nadeln der Kalkschwämme im Grunde spezifisch organisierte Bildungen seien. Er vermutete, daß ihnen „eine organische Grundlage zukommen müsse, welche trotz der massenhaften Beimischung von kohlensaurem Kalk das Bestimmende für den Aufbau der Nadel — nach Art der Cuticularbildung — sein würde. Es schien das Wahrscheinlichste, daß alle Nadeln geschichtet seien, und daß die Richtung senkrecht auf die Schichtung überall gleichwertig sei, etwa in der Weise, daß der beigemischte kristallinische Kalkspat in zahllosen kleinen Prismen, welche radiär zur morphologischen Achse der Nadel gestellt sind, abgelagert wäre". Diese anfängliche Vermutung v. Ebners bestätigte sich jedoch nicht, sondern es stellte sich durch die optische Untersuchung heraus, daß sich die Kalknadeln (Vierstrahler sowohl wie Dreistrahler und Stabnadeln) wie einheitliche Kristalle verhielten. Untersucht man eine beliebige Kalknadel im polarisierten Licht „unter dem Mikroskop zwischen gekreuzten Nicols und dreht man dieselben durch alle Azimute, so erscheint sie bei 4 Stellungen schwarz, bei 4 Stellungen aber im Maximum hell, je nach der Dicke in mehr oder weniger hohen Farben, bis zum gleichmäßigen Weiß, wie es bei etwas beträchtlicheren Dicken der Substanz immer auftritt. Die Nadeln sind also stark doppelbrechend, und außerdem sind die beiden Schwingungsrichtungen durch die ganze Nadel hindurch wie in einem Kristall gleichgerichtet, denn sonst könnte man nicht stets 4 Stellungen finden, bei welchen die Nadeln absolut schwarz wie das Gesichtsfeld erscheinen." (v. Ebner.)

Zum besseren Verständnis des Folgenden müssen noch einige Einzelheiten der Formverhältnisse der Kalkspicula nachgetragen werden. Haeckel teilte seinerzeit die Drei- und Vierstrahler in reguläre, sagittale und irreguläre ein, wobei hauptsächlich das Verhalten der Winkel sowie die Länge der Strahlen maßgebend waren (Fig. 101). Als reguläre Dreistrahler bezeichnete er solche, welche gleichwinklig und gleichschenklig sind, es können dann die 3 Schenkel in einer Ebene liegen oder sich, wie in der Mehrzahl der Fälle, als Kanten einer dreiseitigen Pyramide mehr oder weniger stark erheben. Haeckel erwähnt, daß bei dieser Flächendifferenzierung die Spitze der Pyramide immer nach der Dermalseite, die Basis aber nach der Gastral-(Kanal-)Seite gewendet sei. Sagittale Dreistrahler sind dann solche, welche durch vorwiegende Entwicklung eines Strahles oder nur paarweise Gleichheit der Winkel bilateral erscheinen und nur eine Symmetrieebene besitzen, dabei können solche Dreistrahler gleichwinklig und paarschenklig oder gleichschenklig und paarwinklig oder auch paarwinklig und paarschenklig sein. Der Strahl, der in die Symmetrieebene fällt, heißt der Basalstrahl, die beiden anderen die Lateralstrahlen. Die beiden Winkel, welche die letzteren mit dem Basalstrahl bilden, sind die Lateralwinkel, der, den sie selbst umschließen, der Oralwinkel (v. Ebner) (Fig. 101, 7). Unter „Faciallage" ist diejenige zu verstehen, in welcher ein pyramidenförmiger Dreistrahler mit den Spitzen der Strahlen auf dem Objektträger aufruht, dessen Ebene dann der „Facialebene" des Spiculums entspricht. Aus einem

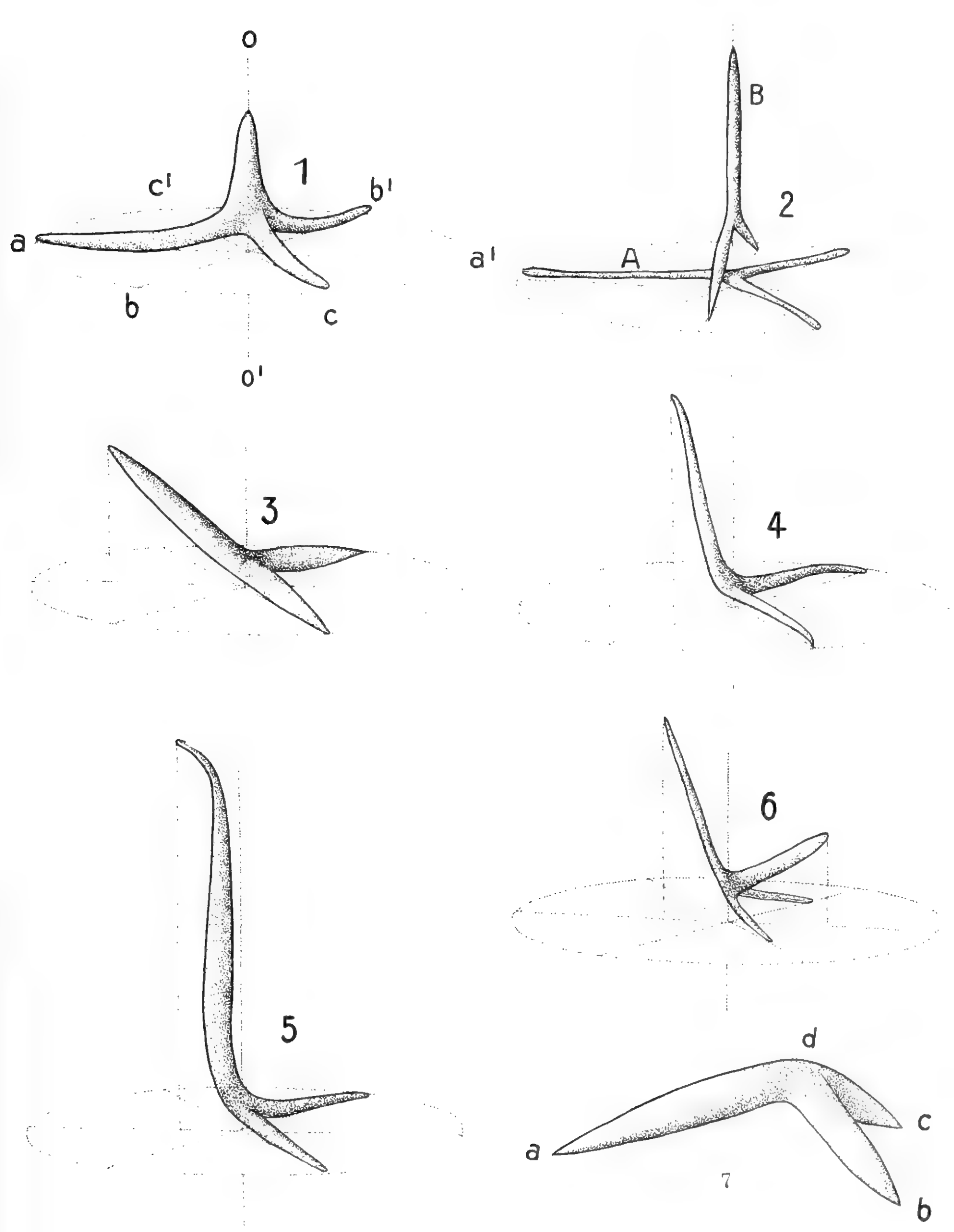


Fig. 101. Die Fig. 1—6 sind perspektivische Ansichten nach Art von Kristallzeichnungen. Die Bezeichnungen der Fig. 1 gelten auch für die anderen. Die Fläche (*abc a' b' c'*) entspricht der Basis des rhomboëdrischen Kristallsystems (*oo'*) der optischen Achse; *aa'*, *bb'*, *cc'* sind die Richtungen der Zwischenachsen (Richtungen deuteroprismatischer Hauptschnitte). 1 Regulärer Vierstrahler von *Ascaltis Gegenbauri*. 2 *A* Regulärer Dreistrahler von *Ascetta Clathrus*, *B* pseudoregulärer Dreistrahler von *Sycortis quadrangulata*. 3 Sagittaler kolossaler Dreistrahler von *Leucaltis solida*. 4 Sagittaler Dreistrahler von *Sycandra elegans*. 5 Großer Dreistrahler von *Sycandra elegans*. 6 Sagittaler Vierstrahler von *Sycandra elegans*. 7 Kolossaler sagittaler Dreistrahler von *Leucaltis solida* in perspektivischer Profilansicht. *ad* Basalstrahl, *db* und *de* Lateralstrahlen, *abc* Facialebene, *adb* Lateralwinkel, *bdc* Oralwinkel. (Nach v. EBNER.)

regulären resp. sagittalen Dreistrahler wird ein entsprechender Vierstrahler, wenn sich auf dem Vereinigungspunkt der drei „Facial"-Strahlen ein vierter „Apikalstrahl" erhebt.

Untersucht man nun reguläre Drei- oder Vierstrahler, wie sie sich namentlich bei Asconen finden, in Faciallage im konvergenten polarisierten Licht, so konstatiert man leicht das Auftreten des sogenannten Achsenbildes (schwarzes Kreuz und isochromatische Ringe), wie es unter gleichen Umständen dünne senkrecht geschnittene Platten einachsiger Kristalle zeigen. Es steht also auch bei solchen Schwammnadeln die optische Achse senkrecht auf der Facialebene.

So verhalten sich z. B. isolierte Drei- und Vierstrahler von *Ascaltis Gegenbauri* und *A. cerebrum*. Bei den etwas dickeren Vierstrahlern von *A. Gegenbauri* kann man auch bereits das erste Ringsystem in der Farbenfolge, wie sie der Kalkspat zeigt, sehen. Durch Drehung des Objekttisches um seine Achse, wobei das Kreuz stets unverändert stehen bleibt, läßt sich beweisen, daß es nicht etwa einer zweiachsigen Substanz angehört, und mit Hilfe einer Viertel-Undulations-Glimmerplatte, daß es negativen Charakter besitzt. An dickeren Objekten, so an den kolossalen Dreistrahlern von *Leucaltis solida*, an den kolossalen Stabnadeln von *Leucandra aspera* und *alcicornis* kann man bei entsprechender Stellung nebst dem Achsenkreuz auch die ganze Reihe isochromatischer Ringe, genau wie am Kalkspat, sehen. Es scheint demnach kaum noch einem Zweifel unterworfen zu sein, daß „jeder Skeletteil (jedes Spiculum) ein Individuum eines einzigen Kalkspatkristalls darstellt, das man sich künstlich aus einem Stücke Doppelspat herausgeschnitten denken könnte." (v. Ebner.) Hiermit stimmen auch die beiden Brechungsquotienten. Da die Spicula negativ sind wie der Kalkspat, so ist ihr ordentlicher im Hauptschnitt polarisierter Strahl der stärker brechbare, der außerordentliche senkrecht zum Hauptschnitt polarisierte aber der weniger brechbare. Bestimmungen der Brechungsquotienten der Spicula hat schon Sollas (l. c.) durch Vergleichung mit Flüssigkeiten von bekanntem Brechungsindex ausgeführt. Er kam durch Untersuchung von Stabnadeln von *Grantia* (*Sycandra*) *ciliata* und *compressa* auf diesem Wege zu dem Resultate, daß der Brechungsindex des ordentlichen Strahles nahezu gleich jenem eines S-haltigen Schwefelkohlenstoffes ($n = 4{,}950$) und der des außerordentlichen Strahles gleich jenem des Leinöls ($n = 1{,}485$) ist. Diese Werte stehen jenen des Kalkspates für die Linie D ($\omega = 1{,}658$, $\varepsilon = 1{,}486$) sehr nahe. v. Ebner konstatierte mit Hilfe des Mikrorefraktometers von Exner, daß die Brechungsquotienten der Kalkschwammnadeln mit jenen des Kalkspates für die Linie D in den 3 ersten Dezimalstellen ganz übereinstimmen.

Die Dreistrahler sowohl wie die Vierstrahler der Kalkschwämme zerfallen bei der optischen Untersuchung in zwei Hauptgruppen: erstens in solche, bei welchen die optische Achse senkrecht steht auf der Facialebene der 3 Strahlen, welche in diesem Falle gleich lang sind und gleiche Winkel einschließen (reguläre Dreiresp. Vierstrahler; bei den regulären Vierstrahlern fällt natürlich die Achse des Apikalstrahles mit der optischen Achse zusammen), und zweitens in solche, bei welchen die optische Achse schief zur Facialebene gerichtet ist (sagittale Dreiresp. Vierstrahler). Bei den sagittalen Dreistrahlern kann durch die morphologische Achse eines (Basal-)Strahles ein optischer Hauptschnitt gelegt werden, der zugleich den Winkel, welchen die beiden anderen Strahlen miteinander bilden (Oralwinkel), halbiert. In bezug auf die einfachen Stabnadeln bleibt zu bemerken, daß denselben eine optische Achse zukommt, welche mit der Längsachse der Nadel einen großen Winkel bildet, der wohl stets

60° übersteigt. „Sucht man auf Grund der optischen Untersuchung der verschiedenen Nadelformen nach Vergleichungspunkten zwischen den Dreistrahlern, Vierstrahlern und Stabnadeln, so lassen sich die einzelnen Strahlen der morphologisch mehrachsigen Nadeln zunächst unterscheiden als solche, welche mit der optischen Achse kleine Winkel bilden zwischen 0°—50°, und in solche, die mit der optischen Achse große Winkel bilden zwischen 60°—90°. Zu den ersteren gehören die Apikalstrahlen der regulären Vierstrahler (der sagittalen zum Teil), ferner die Basalstrahlen der sagittalen Drei- und Vierstrahler. Zu den letzteren gehören alle Strahlen der regulären Dreistrahler, die Facialstrahlen der regulären Vierstrahler, die Lateralstrahlen der sagittalen Drei- und Vierstrahler, die Apikalstrahlen der sagittalen Vierstrahler (größtenteils) und schließlich die Stabnadeln." (v. EBNER) (vergl. Fig. 101, 1 und 3.)

Nach den Untersuchungen von v. EBNER hat es den Anschein, daß auch gewisse gesetzmäßige Beziehungen der optischen Orientierung der Skeletteile zum ganzen Organismus des Schwammes gegeben sind. „Eine überraschende Regelmäßigkeit zeigt sich bei den Syconen mit gegliedertem Tubarskelett (*Sycandra raphanus*, *elegans*, *Schmidtii*, *Sycortis quadrangulata*). Bei allen diesen sind die optischen Achsen in der Gastralfläche in der Hauptsache der Längsachse der Person parallel, in den Radialtuben aber parallel den Längsachsen dieser letzteren. Bei *Sycandra Buchichii* sind auch die großen dermalen Vierstrahler, deren lange Apikalstrahlen bis in die Magenhöhle hineinragen, mit ihren optischen Achsen annähernd parallel der Längsachse der Schwammperson orientiert. Analoge Verhältnisse trifft man auch bei den Leuconen. Bei den *Ascetta*- und *Ascaltis*-Arten mit regulären Drei- und Vierstrahlern stehen dagegen die optischen Achsen durchaus fast senkrecht auf der Körperwand. Berücksichtigt man nur die Syconen, so könnte man, wie v. EBNER bemerkt, vermuten, daß ein kausaler Zusammenhang zwischen der optischen Orientierung der Skeletteile und der Richtung des Wasserstromes bestehe, doch scheinen einer solchen Vorstellung die Erfahrungen an den Asconen nicht günstig zu sein".

Wenn es schon auf Grund der optischen Untersuchung der Skelettelemente der Kalkschwämme fast sicher erscheint, daß jedes derselben ein Individuum eines einzigen Kalkspaltkristalles darstellt, „das man sich künstlich aus einem Stück Doppelspat herausgeschnitten denken könnte", so sprechen für eine solche Auffassung mit aller Entschiedenheit auch die Ergebnisse von Aetzversuchen. Seit lange ist es bekannt, daß auf Kristallflächen zahlreicher Mineralien durch Einwirkung von Säuren eigentümliche Aetzfiguren entstehen, deren Form je nach der Natur, der Konzentration und der Dauer der Einwirkung des Aetzmittels verschieden ist, die aber stets den Symmetrieverhältnissen der Kristallflächen entsprechen, auf welchen sie entstehen. Auf der Spaltungsfläche des Kalkspates lassen sich je nach Umständen äußerst manigfaltige Formen von Aetzfiguren gewinnen; die bekannteste und häufigste bilden jedoch immer Dreiecke mit polwärts gewendeter Spitze. Obschon sie unzweifelhaft einem Lösungsvorgang ihre Entstehung verdanken, so haben sie doch das Eigentümliche, daß sie nicht notwendig bei kontinuierlicher Lösung eines Kristalles sich bilden. Sie verdanken vielmehr ihren Ursprung einem oft mit großer Intensität beginnenden, bald aber sich abschwächenden, lokal begrenzten Lösungsprozeß, der nach kurzer Zeit sich vollendet und nun eine durch längere Zeit unveränderliche Spur in Form einer von Flächen begrenzten Vertiefung zurückläßt. Ganz ähnliche Aetzerscheinungen, wie sie mittels Säuren an den Flächen kleiner

Kalkspaltrhomboëder erzeugt werden können, treten nun auch, wie v. Ebner (28, 29) fand, an den Spiculis der Kalkschwämme auf.

Er benützte zu derartigen Versuchen hauptsächlich die riesigen Stabnadeln von *Leucandra aspera* und *alcicornis* sowie die kolossalen Dreistrahler von *Leucaltis solida*. Das Verfahren bestand darin, daß man einen Tropfen konzentrierter Ameisensäure zu der ohne Deckglas liegenden Nadel hinzubringt und nach deutlicher Entwicklung der Aetzfiguren mit Wasser abspült. Behandelt man auf diese Weise die kolossalen (sagittalen) Dreistrahler von *Leucaltis solida* so erhält man sowohl auf dem Basal- wie auf den beiden Lateralstrahlen deutliche aber an beiden Flächen verschiedene Aetzfiguren. Die obere (konvexe) Seite der Lateralstrahlen zeigt sich güngstigenfalls bedeckt mit lauter Aetzfiguren von der Form eines fast gleichseitigen Dreieckes. Die Dreiecke sind alle parallel orientiert und wenden eine Ecke den Spitzen der Strahlen zu, während eine Seite der gemeinsamen Wurzel derselben entgegensieht (Fig. 102 α). Dreht man nun die beiden Lateralstrahlen auf die entgegengesetzte (konkave) Seite, so findet man dreieckige Aetzfiguren wie früher, aber von entgegengesetzter Lage, indem alle Dreiecke nun eine Seite gegen die Spitze und eine Ecke gegen die Wurzel der Strahlen hinwenden (Fig. 102 β). Die Anordnung dieser Aetzfiguren entspricht im allgemeinen den Aetzfiguren, wie man sie auf den beiden Flächen einer parallel zur Basis geschliffenen Kalkspatplatte erwarten müßte.“ Unter gewissen Umständen ist die Lage der Aetzdreiecke auf der konvexen und konkaven Seite der Lateralstrahlen gerade die umgekehrte, wie es denn auch beim Kalkspat zweierlei dreieckige Aetzfiguren gibt, die zueinander verwendet sind und von welchen die einen der hohlen Spitze eines positiven, die anderen der eines negativen Rhomboëders entsprechen.

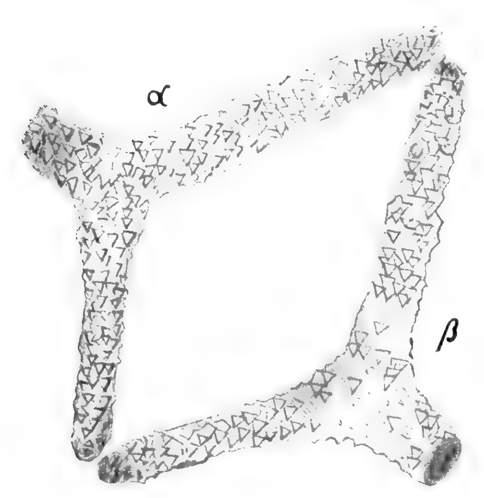


Fig. 102. *Leucaltis solida.* Aetzfiguren auf den Lateralstrahlen eines großen Dreistrahlers; α dermale (konvexe) Seite, β konkave Seite. (Nach v. Ebner.)

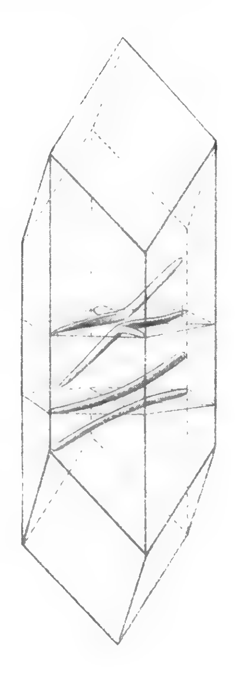
Aus v. Ebners Beobachtungen der Aetzfiguren an den Lateralstrahlen der Dreistrahler von *Leucaltis* geht daher hervor, daß sich dieselben gegen Aetzung wie ein einziges Kristallindividuum verhalten und daß daher wirklich ein solches vorliegt. Dies wird noch weiter durch die Beobachtungen am Basalstrahl bestätigt. Die monoklinischen Aetzfiguren von deltoïdischem Umriß, welche hier sowohl auf der konvexen wie konkaven Seite hervortreten und nur Rhomboëderflächen entsprechen können, stehen mit der genannten Auffassung in vollem Einklang. Das gleiche gilt auch von den Resultaten der Aetzversuche an den großen Stabnadeln von *Leucandra.* Auf der Seite der Stabnadeln, welche der Basisfläche nahezu entspricht, entstehen auch hier wieder dreieckige Aetzfiguren wie auf den Lateralstrahlen von *Leucaltis*, während auf der dem optischen Hauptschnitt parallelen Seitenfläche ziemlich leicht triklinische Aetzfiguren entstehen, die sich aber so sehr

dem hemirhombischen Charakter nähern, daß ihre Aehnlichkeit mit den Aetzfiguren, wie man sie auf der Deuteroprismenfläche des Kalkspates erhält, sofort in die Augen springt. Durch eine eingehende Analyse aller dieser hier nur kurz angedeuteten Erscheinungen gelangte v. Ebner nun schließlich auch dazu, die Lage anzugeben, „welche ein einem Dreistrahler von *Leucaltis* oder einer kolossalen Stabnadel von *Leucandra* ähnliches Kalkspatstück, das in kristallographischer Beziehung mit den genannten Skeletteilen übereinstimmen würde, in einem Kalkspatkristall haben müßte“ (Fig. 103).

Als Schlußergebnis aller seiner Betrachtungen stellt v. Ebner den Satz auf: daß wenigstens bei den kolossalen Spiculis der genannten Kalkschwämme „die den optischen Hauptschnitten parallelen Tangierungsebenen Deuteroprismenflächen, die darauf senkrechten tangierenden Ebenen aber der Basis oder Rhomboëderflächen entsprechen“.

Wie man sieht, sind die Aetzfiguren nicht nur von großer Wichtigkeit für den Nachweis eines einheitlichen kristallinischen Aufbaues der Schwammnadeln, sondern sie gestatten auch dort, wo sie in deutlich erkennbaren Formen auftreten, die kristallographischen Symmetrieverhältnisse ziemlich klar zu überblicken.

So schien denn die alte Haeckelsche Vermutung wieder eine Stütze zu erhalten, indem die beobachteten Erscheinungen für eine einheitliche Kristallnatur der Spicula sprachen. Gleichwohl läßt sich nicht verkennen, daß schon die in der Schichtung sich ausprägenden chemischen und physikalischen Ungleichartigkeiten sich mit dem Charakter eines einheitlichen Kristallindividuums nicht wohl vertragen.



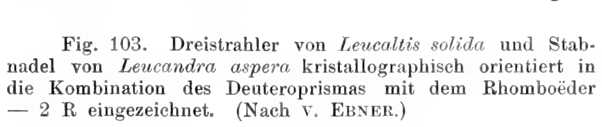


Fig. 103. Dreistrahler von *Leucaltis solida* und Stabnadel von *Leucandra aspera* kristallographisch orientiert in die Kombination des Deuteroprismas mit dem Rhomboëder — 2 R eingezeichnet. (Nach v. Ebner.)

Außerdem zeigt das Material der Kalknadeln nach verschiedenen Richtungen hin Abweichungen von den Eigenschaften des reinen Kalkspats, wie die „unvollkommene Spaltbarkeit, die Löslichkeit in Alkalien, das Dekrepitieren und das Auftreten von Gasbläschen im Innern der Substanz beim Erhitzen, endlich das geringere spezifische Gewicht“ (v. Ebner). Da nun auch, wie schon erwähnt, die chemische Zusammensetzung der Kalkspicula keineswegs der des reinen $CaCO_3$ entspricht, so liegt es nahe, „die Kalkschwammnadeln als Mischkristalle zu betrachten und sich vorzustellen, daß die beigemischten Salze, ohne irgendwelche durch Isomorphie gegebenen Beziehungen deshalb in den molekularen Aufbau des Kalkspats hineingezogen werden, weil sie mit diesem gleichzeitig ausgeschieden werden. Es würde ferner unter dieser Annahme die Existenz des Zentralfadens (im schon oben erwähnten Sinne) sowie der gelegentlich vorkommen-

den Schichtung und der damit zusammenhängenden histologischen Strukturverhältnisse darin eine Erklärung finden, daß das Mischungsverhältnis der von dem Bildungsplasma ausgeschiedenen Salze ein nach Zeit und Ort wechselndes ist und zwar im allgemeinen so, daß der zuerst ausgeschiedene Kalkspat am meisten Beimengungen enthält (Zentralfaden) und daß beim Fortwachsen der Nadelspitzen zunächst stets eine dem Zentralfaden entsprechende Substanz sich bildet. Ganz reiner Kalkspat scheint nirgends abgeschieden zu werden, doch dürften die Oberflächen der ausgebildeten ungeschichteten Nadeln, sowie die äußeren Partien der einzelnen Schichten kolossaler Nadeln aus $CaCO_3$ bestehen, der nur minimale Beimengungen enthält." (v. Ebner.) Die Tatsache, daß sich jede Kalkschwammnadel optisch wie ein einheitliches Kristallindividuum verhält, läßt sich nun mit den eben mitgeteilten Befunden durch die Annahme vereinigen, „daß jeder Skeletteil aus einer größeren Zahl von Kalkspatindividuen besteht, die zwar alle eine parallele Stellung ihrer optischen Achsen besitzen, aber deshalb noch nicht mit ihren kristallographisch gleichwertigen Richtungen parallel orientiert zu sein brauchen". (v. Ebner.) Hiernach gibt v. Ebner folgende Charakteristik von dem Wesen der Kalkschwammspicula:

„Die Nadeln der Kalkschwämme sind hauptsächlich aus Kalkspat bestehende, keine organische Substanz enthaltende Individuen von Mischkristallen, deren äußere Form — ohne Begrenzung durch wahre Kristallflächen — von der spezifischen Tätigkeit eines lebenden Organismus bedingt ist, und deren innere Struktur, obwohl vollständig kristallinisch, durch eine eigentümliche Verteilung der Gemengteile mit der äußeren Form in Beziehung steht." (v. Ebner.) Man wird zugeben müssen, daß unter diesen Umständen die seinerzeit für die in Rede stehenden Kalkgebilde von Haeckel gewählte Bezeichnung „Biokristalle" sehr treffend erscheint, obschon die Vorstellungen, von denen aus das Wort ursprünglich gebildet wurde, sich als unzutreffend erwiesen haben.

2. Echinodermen.

Dieselbe Bezeichnung muß man auch den skelettbildenden Elementen eines großen Tierstammes zuerkennen, der allerdings in bezug auf Höhe der Organisation die Cölenteraten, zu welchen die Spongien meist gerechnet werden, bei weitem übertrifft, ich meine die Kalkkörper der Echinodermen (der Asteroideen [Seesterne], Crinoideen [Haarsterne], Echinoideen [Seeigel] und Holothurien [Seewalzen]). Da aber die betreffenden, in bezug auf Mannigfaltigkeit der Form ganz unvergleichbar reicheren Skelette sich sowohl in Hinblick auf ihre feinere Struktur, wie auch bezüglich der Art ihrer Entstehung unmittelbar den Skelettelementen der Kalk- (und Kiesel-)schwämme anschließen, so erscheint ihre Besprechung an dieser Stelle nicht nur gerechtfertigt, sondern durchaus geboten.

a) Holothurien.

Am einfachsten liegen die Verhältnisse bei den Holothurien, bei welchen es nur zur Bildung isolierter, allerdings sehr vielgestaltiger

Kalkkörper innerhalb des weichen Hautmuskelschlauches kommt die nicht ausreichen, demselben irgend erhebliche Festigkeit zu verleihen, so daß die betreffenden Tiere auf den ersten Blick völlig nackt und skelettlos zu sein scheinen. Nur die mikroskopische Untersuchung läßt innerhalb der Leibeswand eine Fülle der zierlichsten Kalkgebilde erkennen, mit denen wir uns jetzt zunächst beschäftigen wollen.

Bei *Cucumaria Planci*, einer im Mittelmeer sehr häufigen Form, besteht die oberste Lage der Epidermis nach der Beschreibung von VOGT und YUNG (Prakt. vergl. Anat., Bd. 1, 1888) „aus einer durchsichtig dünnen, scheinbar strukturlosen Cuticula, unter welcher sich eine einfache Schicht von runden Zellen befindet. Darunter breitet sich eine dicke Schicht von faserigem Bindegewebe aus (Cutis), dessen äußerste Lage „auf entkalkten Schnitten äußerst maschig zu sein scheint; ein Netz von feinen Bündeln füllt die Zwischenräume zwischen den rundlichen Maschen. In Wirklichkeit werden diese Maschen von den Kalkkörperchen der Haut ausgefüllt, deren man im gegebenen Falle 2 Arten unterscheiden kann. Die einen, die fast überall vorkommen, sind runde sehr dicke durchlöcherte Scheiben. Die Internodien, in welchen die sie bildenden Kalkbälkchen zusammentreffen, erheben sich in Form von Wärzchen. Eine zweite Art findet sich nur in der Haut der Ambulacren und Tentakeln vor; sie sind gekrümmt, haben fast die Form eines Bumerangs, und zeigen reihenförmig gestellte Löcher. Auf Querschnitten der Tentakel sieht man sie in mehreren konkaven Lagen um den Hohlraum geordnet.“ Außerordentlich verbreitet finden sich in der Holothurien-Haut runde oder elliptische durchlöcherte Kalkplättchen sowie glatte oder mit den mannigfachsten Auswüchsen verzierte Stäbchen. Die schon erwähnten durchlöcherten Platten bilden häufig die Basis für den Aufbau zierlicher turmartiger ebenfalls durchbrochener Gebilde („Stühlchen“), die oft sehr beträchtliche Dimensionen erreichen und mehrstöckig meist mit einer zackigen Krone, seltener in einer Spitze enden. Die Krone wird meist von 4, seltener von 8 Stützen getragen.

Ganz besonders charakteristisch geformt sind die Kalkkörper in der Haut der Synapten, indem es sich hier um ankerförmige Gebilde handelt, die in durchlöcherten Platten stecken. Die Löcher der Ankerplatten können ganzrandig glatt oder zierlich gezähnelt sein. Wie bei *Cucumaria* liegen auch hier die Kalkkörper in der äußeren lockeren Bindegewebslage der Cutis unter dem Epithel. Wie die beistehende Fig. 104, 1 zeigt sind die Anker sämtlich so angeordnet, daß ihr Schaft quer zur Längsachse des Körpers liegt, wobei aber der Bogen bald nach der einen, bald nach der anderen Seite gerichtet ist. Der Ankerschaft liegt mit dem einen Ende etwa auf der äußeren Grenze der dichteren (tieferen) Bindegewebslage, während das Bogenende schräg nach außen, d. h. der Epidermis zu gerichtet ist (Fig. 104, 2 A). Dieselbe Figur läßt auch erkennen, daß die Ebene des Ankerbogens nicht durch die Achse des Schaftes verläuft, sondern weniger schräg, d. h. der Oberfläche der Haut mehr parallel liegt. Dies hat, wie ÖSTERGREN (103) ausführte, bei starker Spannung der Körperwand zur Folge, daß sich der Anker flachlegt und nun die Spitzen des Bogens nach außen kehrt. Diese freien, oft noch mit Widerhaken versehenen Enden drücken dann die Epidermis in feine Spitzen vor, welche nun das „Kletten“ bedingen, das die Tiere besonders an straff aufgetriebenen Teilen des Körpers zeigen und von dem sie auch ihren Namen erhalten haben (*Synapta*). Dieses Kletten ist den Tieren beim Fortbewegen von Nutzen, und es sind daher die Anker passive Bewegungsorgane.

Das dem Bogen entgegengesetzte Ende des Schaftes ist zu der sogenannten „Handhabe“ ausgebildet, die an dem der Epidermis zugekehrten Rand Rauhigkeiten zeigt, die bei gespannter Körperwand und an die Platte gedrücktem Anker

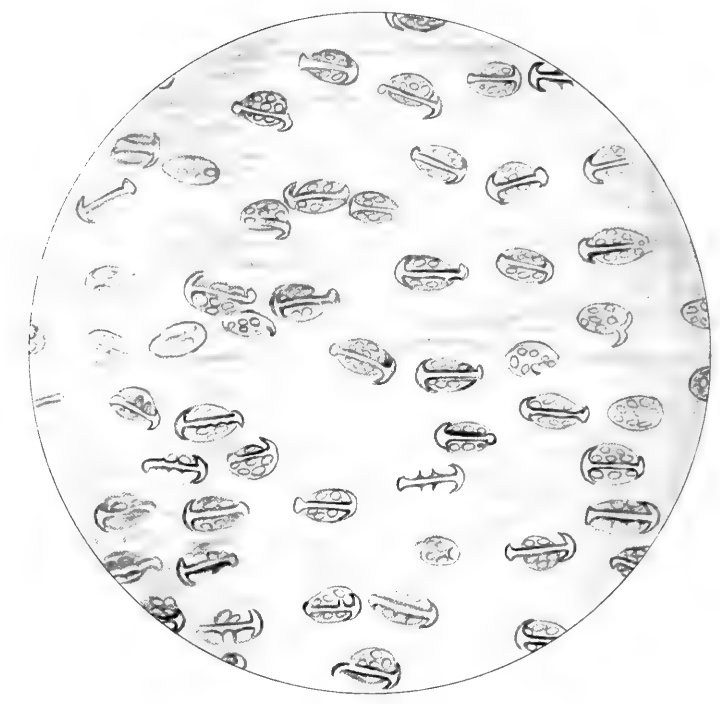


Fig. 104, 1.

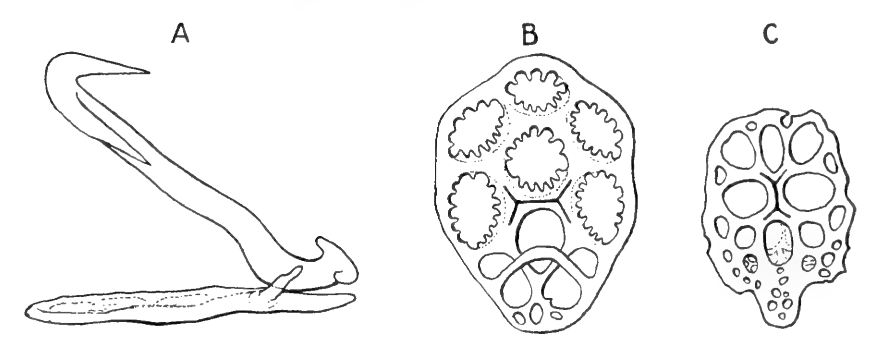


Fig. 104, 2.

Fig. 104, 1. Mikrophotographie eines Teiles der Körperwand von *Leptosynapta inhaerens*. Links und rechts sieht man als je eine dunkle Partie zwei Längsradiärmuskeln. Die dazu senkrechten kleinen Fältchen, die als dunkle Linien das ganze Bild überziehen, geben also die Querrichtung in bezug auf die Längsachse des Tieres an. In dieser Querrichtung sind nun alle Anker und Platten mit ihrer Symmetrieebene angeordnet. (Nach Becher.)

Fig. 104, 2. *Leptosynapta bergensis*. A Anker und Platte von der Seite, man sieht, wie der gerundete Handhabenteil des Ankerschaftes (der Ankerwulst) auf dem Bügelende der Platte ruht und sich dort drehen kann. B und C Zwei Ankerplatten, die die beiden Typen der normalen Ausgestaltung repräsentieren. Durch eingezeichnete schematische Primärkreuze (vgl. später) ist die Lage des ursprünglichen Balkens hervorgehoben. Bei Typus B (*Synapta vittata*) liegt der Primärbalken senkrecht zum Ankerschaft; bei Typus C (*Labidoplax Thomsonii*) liegen Ankerschaft und Primärbalken parallel. (Nach Becher.)

die Haut ähnlich wie die Bogenspitzen vorwölben können. Vor der Handhabe ist der Schaft etwas verdickt („Wulst“). Mit der Krümmung dieses Wulstes liegt der Anker der Ankerplatte auf. Diese liegt nicht schräg wie der Anker, sondern parallel zur Epidermis und ruht sozusagen auf der dichteren Bindegewebsschicht. Der schräg gestellte Anker kann der Platte daher nur an einer Stelle anliegen und zwar am spitzen Ende, welches von zahlreichen kleinen Löchern durchbrochen ist. Nur seitlich stehen ein paar größere Löcher, von denen jedes durch einen queren Kalkbügel in zwei zerlegt wird (Fig, 104 z. B.). Das Handhabenende des Ankerschaftes berührt das spitze Ende der Platte und lehnt sich mit seinem „Wulst“ an den Bügel an, so daß eine Art Gelenk- oder Gleitvorrichtung für jenen auf der Platte entsteht. Das größere freie Ende der Ankerplatte ist bei vielen Synaptiden streng symmetrisch gebaut (Fig. 104, 2) und weist bei einem Haupttypus 7 große „Hauptlöcher“ auf, von denen 3 in der Symmetrieebene der Platte und je 2 auf jeder Seite liegen, so daß sich im ganzen 6 Löcher um ein Zentralloch herumlegen. Diese Löcher sind durch Kalkbalken getrennt, die nach den Löchern zu noch kleine Dornen zu tragen pflegen. Die Achsen der Kalkbalken treten immer unter einem Winkel von etwa 120° aneinander. Die Löcher selbst haben dementsprechend eigentlich abgerundete Sechseckform.

Kaum minder merkwürdig als die Anker der Synapten sind die Kalkrädchen der Chirodoten, die in Hautwärzchen haufenweise beisammenliegen (Fig. 105).

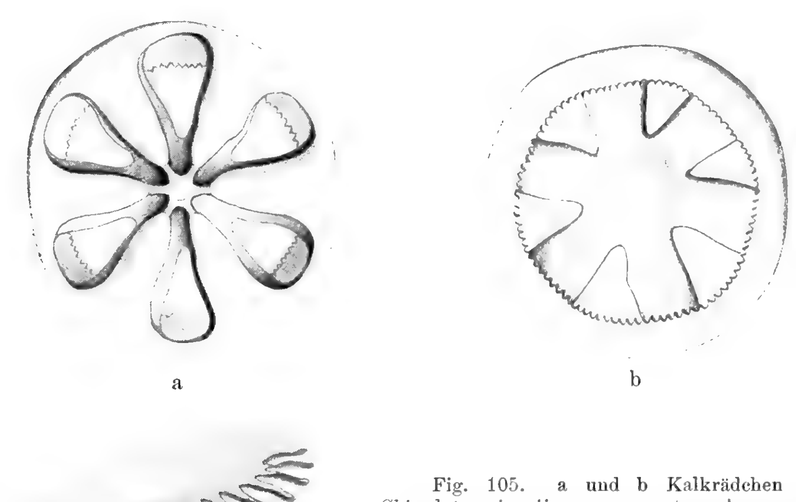


Fig. 105. a und b Kalkrädchen von *Chirodata pisanii.* a von unten, b von oben gesehen. c Rädchen von *Myriotracha Rinkii* in schräger Lage. (Nach LUDWIG.)

Im Innern der Anker der Synaptiden hat schon SEMPER (131) einen „Zentralkanal“ beschrieben und demselben als organischen Achsenbestandteil gedeutet. Später hat SEMON (129, 130) ebenfalls diese Ansicht vertreten; er beschreibt die Achsensubstanz als aus einem feinen Netzwerk bestehend, dessen Fäden im Zentrum am stärksten sind, gegen die Peripherie an Dicke stetig abnehmen, so daß es nicht möglich ist, sie bis an die Oberfläche des Kalkkörpers zu verfolgen. Einen Beweis für die organische Natur derselben hat SEMON nicht geliefert. v. EBNER (l. c.) hält es auf Grund seiner Untersuchungen für sehr wahrscheinlich, daß ganz

allgemein bei den Echinodermen den Kalkgebilden des Skelettes ebensowenig organische Substanz beigemengt ist, wie den Nadeln der Kalkschwämme. Beim Glühen verhalten sich die Stacheln und Kalknetze der Echinodermen ganz wie Schwammnadeln; sie bräunen sich, es treten Gasbläschen im Inneren auf und schließlich zerstäuben sie in feine Plättchen.

Eine alveoläre (wabig-globulitische) Struktur tritt nach Bütschli (104 b) an feinen Skelettfragmenten häufig schon vor dem Erhitzen recht deutlich hervor. „Es finden sich alle Uebergänge von anscheinend völliger Homogenität, durch teilweise alveoläre Beschaffenheit bis zu totaler Alveolarstruktur. Bei teilweiser Strukturierung ist charakteristisch, daß zunächst stets die axiale Region der Gerüstbälkchen alveolar erscheint, weshalb sie ähnlich einem dunklen Achsenstrang aussieht.“ Dies dürfte auch die richtige Deutung des „Zentralkanales“ der *Synapta*-Anker sein. Die längere Zeit auf 400° erhitzten Skelettpartikel von Echinodermen sind nach Bütschli (l. c.) „durch und durch schaumig emulsiv und daher relativ undurchsichtig. In diesem Fall kann daher kein Zweifel bestehen, daß sich die ursprüngliche Struktur vergröbert und verdeutlicht hat, sowie auch überall da aufgetreten ist, wo sie vor dem Erhitzen nicht auffindbar war.“

Daß beim Lösen von Echinodermenskeletten in verdünnten Säuren keine organische Grundsubstanz sichtbar zurückbleibt, hat schon Carpenter angegeben. Wenn v. Ebner Stücke der Kalkstacheln von *Ophiothrix fragilis*, die es gelang aus dem umhüllenden Gewebe ganz frei herauszubekommen, mit Säure behandelte, so lösten sie sich ohne Rückstand auf. Löst man aber Stacheln im ganzen oder Kalknetze anderer Skeletteile auf, so bleibt eine organische Grundlage zurück, welche ganz die Form der verschwundenen Kalkbalken hat. Offenbar liegt aber diese organische Substanz dem Kalkgerüst nur oberflächlich an und verhält sich zu demselben ähnlich, wie die sogenannten Spiculascheiden der Schwammnadeln zu diesen. Bütschli (104b) hat in neuester Zeit eine vollständige Analyse der Interambulacralplatten von *Echinus esculentus* durchgeführt, aus der sich ebenfalls der äußerst geringe Gehalt an organische Substanz ergibt.

Es fand sich:

CaO	48,94	Proz.	$CaCO_3$ (Calcit)	86,40	Proz.
MgO	4,08	„	$MgCO_2$	8,53	„
Phosphate	0,08	„	Phosphate	0,08	„
CO_2(dir)	41,97	„	$CaSO_4 + {}_2H_2O$	1,70	„
SO_3	0,79	„	organische Substanz	0,03	„
organische Substanz	0,03	„			

Ausnahmslos zeigen nun die Skelettelemente der Echinodermen wie die der Calcispongien den Charakter einheitlicher Kristallindividuen, was auf den ersten Blick um so überraschender scheint, als die äußere Form und der gleich zu besprechende meist netzartige Bau der Kalkablagerungen, insbesondere bei den Crinoïden, Echiniden und Asteroïden, mit den immerhin kristallähnlichen Kalknadeln der Schwämme nicht die geringste Aehnlichkeit zu besitzen scheint. Die durchlöcherten ellipsoïdischen Plättchen aus der Haut von *Holothuria tubulosa* erscheinen (in Dammarharz) flachliegend im parallelen Lichte bei gekreuzten Nicols bei jeder Stellung ziemlich gleich hell und bei Untersuchung im konvergenten Lichte zeigen sie ein schönes deutliches Achsenkreuz, welches sich ganz wie jenes bei den Kalk-

schwämmen verhält. Es liegt meist etwas exzentrisch, zum Zeichen, daß die optische Achse nicht genau senkrecht steht. Dieselben Kalkkörper von der schmalen Seite gesehen, erscheinen zwischen gekreuzten Nicols im parallelen Licht 4mal hell und 4mal dunkel. Sie verhalten sich also wie einheitliche Kristallkörper. Analoge Erscheinungen zeigen auch zahlreiche Kalkkörper anderer Holothurien. Besonders hervorzuheben sind auch die Anker der Synapten. Alle zeigen ein sehr schönes Achsenkreuz und außerdem eine Reihe isochromatischer Ringsysteme, deren Zahl bei dicken Ankern (*S. Besselii*) bis zu 7 ansteigen kann. Die optische Achse steht also nahezu senkrecht auf der Ebene, welche durch die Spitzen der 3 Strahlen gelegt wird, verhält sich also, trotz der nur seitlichen Symmetrie der Anker, wie bei einem perregulären Dreistrahler eines Kalkschwammes. Wie die Anker verhalten sich auch die Stützplatten derselben und die Rädchen von *Myriotrocha Rinkii* und *Chirodota panaënsis* und *variabilis*: Optische Achse senkrecht auf der Fläche; Achsenkreuz im konvergenten Lichte. (v. Ebner.)

b) Seeigel und Seesterne.

Am allerauffallendsten erscheint jedoch in der eben angedeuteten Beziehung das Kalkskelett der Echiniden und Asteroïden. Hier handelt es sich nicht mehr um isolierte mikroskopisch kleine Kalkgebilde der Haut, sondern um ein überaus kompliziertes kalkiges Hautskelett, zum Teil auch um stützende oder mechanisch wirkende Kalkgebilde von oft außerordentlich verwickeltem Bau im Innern des Körpers, deren Aufbau nur an der Hand der Entwicklungsgeschichte klarzustellen ist. Der Vielgestaltigkeit der äußeren makroskopisch wahrnehmbaren Form gegenüber erscheint die Einförmigkeit der feineren Struktur um so bemerkenswerter. Ohne hier auf die Beschreibung des Skelettes der Seesterne und Seeigel näher einzugehen, bezüglich deren auf die Lehr- und Handbücher der Zoologie verwiesen werden darf, sei nur bemerkt, daß alle Teile desselben, welches auch ihre Form oder ihre Gruppierung sei, von einem Gitterwerk von Kalkbälkchen gebildet werden, die zahlreiche Maschen leer lassen, welche von dem Hautgewebe durchsetzt werden, in allen Fällen bleiben aber die Maschen so klein, daß sie nur mit dem Mikroskope erkennbar sind. Nur bei einigen Gebilden, wie z. B. den Stacheln der Seeigel oder den Stielstücken der Crinoïden, geht die Verkalkung so weit, daß die Maschen fast vollständig verwischt werden oder nur Spuren davon übrig bleiben. Dieser Bau des Kalkskelettes ist für alle Echinodermen ohne Ausnahme charakteristisch. Er zeigt sich ebenso schön in den verschmolzenen Platten der Crinoïden und der Seeigel wie in den beweglich miteinander verbundenen Platten und Wirbeln der Seesterne und endlich den ganz isolierten Kalkkörpern der Holothurien. Am klarsten tritt dies hervor bei Untersuchung sehr junger, in Entwicklung begriffener Seesterne. Der erste Blick auf die hier (Fig. 106 A) reproduzierte von Fewkes gegebene Abbildung einer jungen *Amphiura*, in welcher die Kalkplatten und jungen Armstacheln genau eingezeichnet sind, läßt die ganz unverkennbare Aehnlichkeit der ersteren mit den früher beschriebenen durchlöcherten Plättchen der Holuthurien sofort hervortreten, während die durchbrochenen Kalktürmchen der letzteren ebenso un-

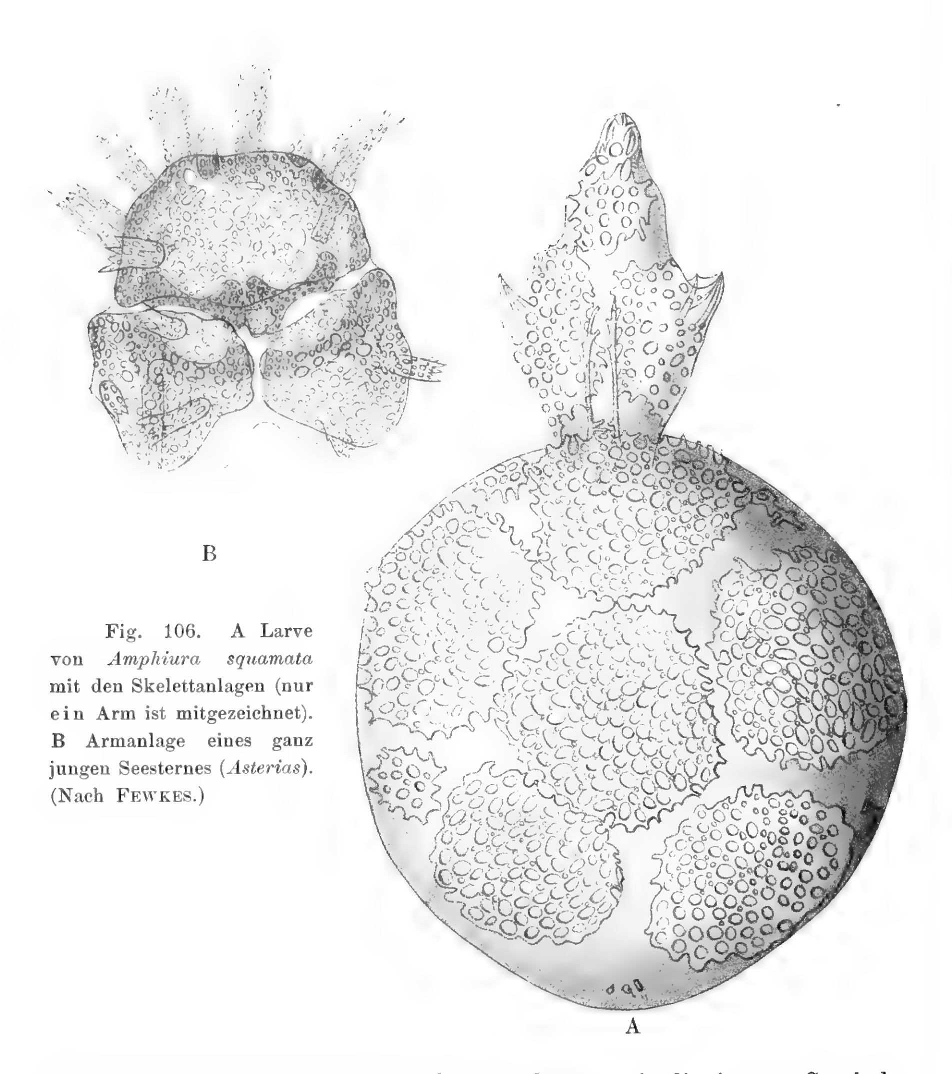


Fig. 106. A Larve von *Amphiura squamata* mit den Skelettanlagen (nur ein Arm ist mitgezeichnet). B Armanlage eines ganz jungen Seesternes (*Asterias*). (Nach Fewkes.)

zweifelhaft den gleichen Bau erkennen lassen wie die jungen Stacheln des Seesternes (Fig. 106 B).

Wenn man berücksichtigt, wie sehr allen den vielgestaltigen Kalkgebilden der Asteriden und Echiniden ihrer Form und Struktur nach der Charakter organischer Produkte aufgeprägt ist, so erscheint es um so überraschender, daß alle ohne Ausnahme nach ihrem optischen Verhalten als einheitliche Kristallindividuen von Kalkspat gelten müssen. Den Mineralogen und Paläontologen ist es seit lange bekannt, daß fossile und lebende Echinodermen Skeletteile aufweisen, die sich wie Kalkspatkristalle verhalten.

Schon 1826 wies Hessel (54) nach, daß viele fossile Skeletteile von Echinodermen, wie die Stacheln der Echiniden, die Säulenglieder von Crinoïden u. a. je einem Kalkspatindividuum entsprechen. Es gelang ihm aus jedem einzelnen Encriniten- oder Pentacrinitenglied durch Spaltung mit dem Messer ein Kalkspat-

rhomboëder zu entwickeln, wie es sonst bei jedem prismatischen Kalkspatkristall möglich ist. Auch fand er, daß in jedem Stielglied die Hauptachse des Kalkspatrhomboëders mit der morphologischen Längsachse zusammenfällt. Das gleiche war der Fall bei fossilen Echinidenstacheln, auch hier ergab sich, „daß die Kalkspatmasse eines solchen ganzen Stachels ein Continuum ist, so daß man aus ihr ein Rhomboëder durch mechanische Teilung erhalten kann. Die (kristallographische) Hauptachse dieses Rhomboëders fällt wieder zusammen mit der (morphologischen) Hauptachse des Stachels.“ Die Ergebnisse Hessels hat später Leydolt (l. c.) durchaus bestätigt. An fossilen *Cidaris*-Stacheln überzeugte er sich, daß jeder einzelne, wie seine Teilbarkeit zeigt, gewöhnlich aus einem einzigen Individuum von Kalkspat besteht, dessen Achse mit der Achse des Stachels zusammenfällt (Fig. 107). Zuweilen bildet nach Leydolt ein ganzer solcher Stachel einen Zwilling, zusammengesetzt in *R—1*, mit vielfältiger Wiederholung der Zusammensetzungsfläche, so daß dann die Teilungsgestalt einem geraden vierseitigen Prisma mit 4 glatten und 2 gestreiften Flächen und einem rhombischen

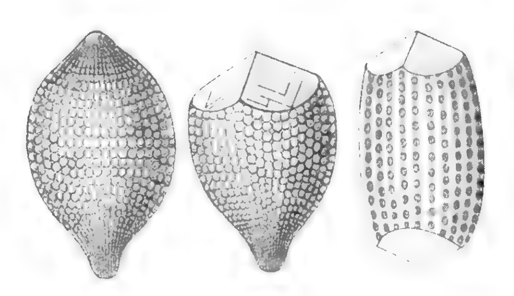


Fig. 107. Fossile *Cidaris*-Stacheln. Die Lage der Spaltungsflächen läßt erkennen, daß jeder einem einzigen Kalkspatindividuum entspricht, dessen Achse mit der Achse des Stachels zusammenfällt. (Nach Leydolt.)

Querschnitt gleicht. Die Streifen an den 2 parallelen Endflächen entstehen durch die einspringenden Winkel der wiederholten Zwillingsbildung.“ (Leydolt.) Im Jahre 1841 wies Heidinger (41) den schon von Hessel angenommenen Zusammenhang dieser merkwürdigen Kristallstruktur fossiler Echinodermen mit dem Skelettbau der lebenden Organismen nach, indem er zeigte, daß die charakteristische Teilungsfläche des Kalkspates auch an rezenten Cidaritenstacheln sich finden. Im Jahre 1864 führte dann schließlich Stelzner (137) den interessanten Nachweis, daß — trotz der anscheinend einheitlichen Kristallstruktur — die fossilen Echinodermen noch ganz deutlich die ursprünglich netzartig angeordneten Kalkbälkchen mikroskopisch erkennen lassen, daß mithin beim Versteinerungsprozesse der in die Lücken der ursprünglichen Kristallskelette eingelagerte Kalkspat in paralleler Verwachsung mit diesen kristallisiert. Diese Tatsache zeigt, wie leicht an die Kristallstruktur der „Biokristalle“ sich noch weiter Kalkspat in derselben kristallographischen Orientierung anschließt, auch wenn er nicht vom Organismus selbst ausgeschieden wird. Dafür spricht auch die von Sollas (l. c.) mitgeteilte Beobachtung, daß auf die Nadeln von Kalkschwämmen, wenn sie in Wasser liegen, welches $CaCO_3$ gelöst enthält, eine Inkrustation von Kalkspat sich ablagern kann, deren optische Orientierung mit jener der Nadeln über-

einstimmt. „Diese und ähnliche Erfahrungen lassen vermuten, daß bei der Bildung der Biokristalle die kristallographische Orientierung der zuerst abgeschiedenen Substanz allein entscheidend ist, und daß alle übrige Substanz nach den Gesetzen der Kristallisation ohne besondere Tätigkeit des lebenden Plasmas sich an die erstgebildete anlagert, während von der lebenden Substanz nur ein modellierender Einfluß auf die äußere Form und auf die jeweilige Mischung des abgeschiedenen Materials genommen wird." (v. Ebner, l. c.)

Die Untersuchungen v. Ebners an rezentem Material haben die Ergebnisse der eben erwähnten älteren Arbeiten durchaus bestätigt und noch wesentlich erweitert. Schon Leydolt hatte beobachtet, daß dünne geschliffene Plättchen von rezenten *Cidaris*-Stacheln, senkrecht auf die Achse der Stacheln geschnitten, an einem Amicischen Polarisationsmikroskop die Erscheinung der optisch einachsigen Körper zeigten. v. Ebner fand dann später, daß die zierlichen Querschliffe der Echinidenstacheln sich trotz der außerordentlich mannigfachen Anordnung ihrer Kalkbälkchen und Gitter, die bekanntlich eine hervorragende systematische Bedeutung besitzt, im konvergenten Lichte durchaus wie parallel zur Basis geschliffene Kalkspatplatten verhalten. Man kann den Querschliff der größeren Stacheln hin und her durch das Gesichtsfeld schieben, das Achsenkreuz bleibt stehen, wie bei einer Kristallplatte. v. Ebner versuchte nun auch an Schnitten und Schliffen anderer Skelettstücke, ob auch diese eine einheitliche Kristallstruktur aufweisen. In der Tat waren die optischen Achsen an Schnitten durch eine Zahnpyramide von *Strongylocentrotus lividus* durchaus parallel gerichtet, und die Richtung der optischen Achse steht ungefähr senkrecht zur äußeren Oberfläche, denn an Schnitten, parallel zu dieser äußeren Fläche geführt, konnte ein fast zentrales Achsenkreuz gesehen werden. Schnitte und Schliffe der Interambulacralplatten von *Psammechinus microtuberculatus* ergaben ebenfalls eine durchwegs parallele Orientierung der optischen Achsen in den Kalknetzen. Die Stacheln von *Asteracanthion rubens* und *Ophiothrix fragilis* verhalten sich wie jene der Echiniden, wie einheitliche Kristalle, deren optische Achse der Längsachse des Stachels parallel ist. Die Stacheln von *Ophiothrix* haben ziemlich massive Kalkbalken und sind abgeplattet. Stacheln eines kleinen Exemplares wurden daher zu Aetzversuchen benützt. Es wurden mit Ameisensäure sehr deutliche Aetzfiguren erhalten, welche der flachen Seite des Stachels angehören, die Form von schiefliegenden Dreiecken hatten, zum Teil auch hemirhombische Formen. „An einem mit Essigsäure geätzten Querschnitt entstanden sehr zierliche, parallel orientierte, regulär-dreieckige Aetzfiguren, die so gestellt waren, daß eine Dreiecksseite senkrecht stand auf dem längeren Durchmesser des Querschnittes, woraus zu folgern ist, daß die diesem Durchmesser entsprechende, durch die Längsachse der Strahler gelegte Ebene, die also der flachen Seite des Stachels entspricht, eine Deuteroprismenfläche sein muß." (v. Ebner.)

B. Aetiologie der Skelettelemente der Spongien und Echinodermen.

1. Spongien.

a) Versuche die Form und Anordnung der Schwammnadeln vom biologischen Standpunkte zu erklären.

Lange bevor v. EBNER den exakten Nachweis lieferte, daß bei der Bildung der Kalkskelette der Spongien und Echinodermen typische Kristallisationsprozesse eine wesentliche Rolle spielen, hatte HAECKEL in seiner Monographie der Kalkschwämme die Ansicht ausgesprochen, die Spicula der Kalkschwämme seien überhaupt nichts anderes, als unter besonderen Bedingungen entstandene Kristalle. Die betreffende Stelle ist in vieler Beziehung sehr charakteristisch und mag deshalb hier Platz greifen: „Die erste Entstehung dieses Kalkskelettes ist phylogenetisch darauf zurückzuführen, daß kohlensaure Kalkerde, welche in gelöster Form mit dem ernährenden Wasserstrome aufgenommen war, von der Sarkodine des Syncytiums in fester Form als geformtes Sekret abgeschieden wurde und als solches zwischen den Kernen des Syncytiums sich ablagerte. Hierbei nahm der $CaCO_3$ eine halb kristallinische Beschaffenheit an und gestaltete sich unter Aufnahme von Kristallwasser und in Verbindung mit einer geringen Menge organischer Substanz zu jenen individuellen festen Körpern, welche durch die natürliche Züchtung als Spicula zur Skelettbildung benutzt und späterhin durch die Wechselwirkung von Anpassung und Vererbung im Kampfe ums Dasein auf das vielfältigste umgebildet und differenziert wurden. Ich betrachte diese Sekretion der Spicula als einen Akt des Stoffwechsels, welcher der Ablagerung von kristallinischen Sekreten (z. B. in den Nieren) bei anderen Organismen an die Seite zu stellen und zwar nicht als vollständige Kristallisation, wohl aber als Biokristallisation zu deuten ist; d. h. als eine Kombination der kristallisierenden Tätigkeit des $CaCO_3$ und der organisierenden Tätigkeit der Sarkodine. Die Kalkspicula wären demnach als Biokristalle aufzufassen, als Formindividuen, welche ein Mittelding zwischen einem organischen Kristalle und einem organischen Sekrete darstellen und deren erste Entstehung auf einem Kompromiß zwischen dem Kristallisationsbestreben des $CaCO_3$ und der formativen Tätigkeit der verschmolzenen Zellen des Syncytiums beruht.“ Das Wachstum der Spicula ist anorganisches Appositionswachstum, und der absolut reguläre Dreistrahler kann nach HAECKEL „als hemiaxone Form des hexagonalen Kristallsystemes betrachtet werden“. . . . „Bei der Produktion der sekundären Nadelformen ist außerdem noch der bildende Wasserstrom und die Anpassung an andere, mehr untergeordnete äußere Existenzbedingungen wirksam.“

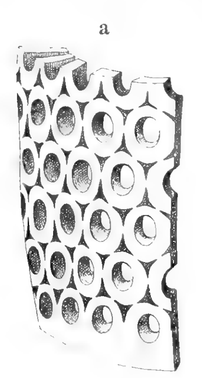
Mit genialem Scharfblick hat hier HAECKEL eine Theorie der Skelettentwicklung der Calcispongien entwickelt, deren Grundzüge auch spätere Untersuchungen im wesentlichen nur bestätigen konnten. Freilich war das Problem der Formgestaltung der Skelettelemente durch den sicheren Beweis ihrer Kristallnatur nicht einmal für die Kalkschwämme gelöst, geschweige denn für die viel komplizierteren Kalkbildungen der Echinodermen. Auch hat man es ja nicht nur mit diesen typischen „Kristallskeletten“ zu tun, sondern jeder Versuch

einer Erklärung der Mechanik der äußeren Formgestaltung hat auch die vielfach gleichgestalteten Bestandteile der Kiesel-Skelette der Spongien und Radiolarien zu berücksichtigen. Diese zeigen aber überhaupt keine kristallinische Struktur, sondern bestehen aus amorpher SiO_3. Gerade dieser Umstand, die Unabhängigkeit der Form vom Material, war ja für Dreyer neben der weiten Verbreitung des Drei- und Vierstrahlertypus in verschiedenen Tiergruppen hauptsächlich bestimmend für die Annahme, daß jene Skelettelemente „von äußeren Kräften geformt werden", als welche er die Oberflächenspannung in Flüssigkeitsschäumen in Anspruch nahm. Schon vor Dreyer hat F. E. Schulze in seiner Abhandlung „Zur Stammesgeschichte der Hexactinelliden" den Versuch gemacht, die Entstehung der charakteristischen Nadelform der Spongien dem Verständnis näher zu bringen, indem er äußere, im Bau des Weichkörpers gelegene Faktoren als mechanische Bildungsursachen der Nadelform in Anspruch nahm. Er geht dabei von der gewiß richtigen Voraussetzung aus, daß die Spongienspicula, welche ja zweifellos zur Stütze oder zur Versteifung der Weichmasse dienen, in jedem Falle diejenige Form werden besitzen müssen, „welche unter den gegebenen Verhältnissen am besten geeignet ist, die nötige Festigkeit der Körperwand herbeizuführen". Betrachten wir von diesem Gesichtspunkte aus den Bau der einfachsten Kalkschwämme, der Asconen, so finden wir eine dünnwandige, am freien Ende offene Röhre, deren Seitenwand von gleichmäßig verteilten, kreisrunden Lochporen durchbohrt ist. In der Röhrenwand sind reguläre Dreistrahler tangential eingelagert, „und zwar so, daß der eine Strahl parallel der Röhrenachse nach hinten gegen die Basis, die beiden anderen aber schräg nach vorn und zur Seite gerichtet sind, und daß die beiden letzteren in der Regel je eine Wandpore von hinten her umfassen".

„Wenn eine Platte von möglichst vielen, gleich großen, kreisrunden Löchern in der Weise durchsetzt werden soll, das daß Lumen der Löcher einen gewissen Spielraum der Erweiterung und Verengerung habe, so werden diese Lücken nur eine bestimmte Art der Anordnung, und zwar dieselbe zeigen, welche die Zellen einer Bienenwabe darbieten, aber ein Netz mit etwas breiteren Balken zwischen sich lassen. Besteht nun die Platte aus einer Masse, welche der Stützung durch eingelagerte Festteile bedarf, und sollen diese letzteren zwar einerseits dem ganzen die größtmöglichste Festigkeit gewähren, andererseits aber doch eine gewisse Erweiterungsfähigkeit der ganzen Röhre und auch der zwischenliegenden Poren zulassen, so stellen sich dreistrahlige Nadeln als die zweckmäßigste Form heraus. Dieselben könnten in einer derartigen Anordnung verteilt sein, daß in jedem Interstitium zwischen je drei benachbarten Poren der Zentralteil eines regulären Dreistrahlers zu liegen käme, und von diesem aus die drei Strahlen unter gleichen Winkeln zwischen je zwei der benachbarten Löcher hineinragen (Fig. 108a), oder so, daß nur die Hälfte aller Poreninterstitien von dem Zentralteil der Dreistrahler eingenommen wird, während die andere Hälfte die zusammentreffenden drei Strahlenenden von je drei benachbarten Dreistrahlern enthält (Fig. 108b. Diesen letzteren Modus sehen wir in zahlreichen, sehr einfach gebauten Kalkschwämmen vom Asconen-Typus realisiert und werden ihn für den hier vorliegenden Fall einer mit dem einen Ende festsitzenden, am anderen (dem Oscular-)Ende frei emporragenden und offenen

Röhre bei näherer Betrachtung der Verhältnisse für den vorteilhafteren halten müssen. Auf diese Weise wird die Umgrenzung jeder einzelnen Pore besonders an deren unterem Rande gefestigt durch die Gabelung des dahinter gelegenen Dreistrahlers, welcher die Pore von unten (hinten) her gleichsam umfaßt; und es wird die ganze Schwammröhre durch die verhältnismäßig längeren Nadelausläufer besser gestützt als in dem ersterwähnten Falle. — Wir dürfen also wohl die Entwicklung gerade der regulären Dreistrahler als durch die ganze Architektonik des Weichkörperbaues bei den ersten Kalkschwämmen bedingt oder gefordert ansehen.“ (F. E. Schulze.)

Die gleichen teleologischen Gesichtspunkte sind für F. E. Schulze maßgebend zur Erklärung der Vierstrahlerskelette der Tetraxonier unter den Kieselschwämmen. „Als typische Form der im einzelnen allerdings recht verschiedengestaltigen Gruppe der Tetraxonier und ihrer Deszendenz können wir einen dickwandigen Kelch hin-



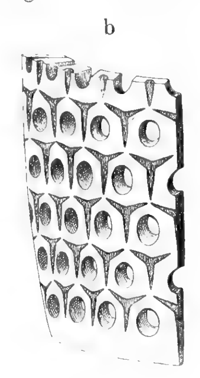


Fig. 108. Schematische Darstellung der zweckmäßigen Einlagerungsweise dreistrahliger Spicula zwischen den Poren in der Körperwand der Kalkschwämme. (Nach F. E. Schulze.)

stellen, in dessen kompakter Wandung rundliche oder ganz kugelige Geißelkammern in Haufen nebeneinander liegen, etwa wie die Acini einer acinösen Drüse.“ Da nun hier die „typischen regulären Vierstrahler in ihrer einfachsten und reinsten Form zwischen den kugeligen Geißelkammern liegen, während in der Regel die von Geißelkammern freie Rinde, Basis oder Umgebung der großen Kanäle mehr oder weniger stark differenzierte Nadeln aufweisen“, gelangt Schulze zu Anschauungen, welche sich mit jenen, die in der Folge Dreyer äußerte, unmittelbar berühren:

„Wenn eine Anzahl gleich großer Kugeln von allen Seiten gleichmäßig fest zusammengedrängt wird, so lagern sich dieselben so aneinander, daß immer zwischen je 4 benachbarten und direkt aneinander stoßenden Kugeln je ein regelmäßig geformter Hohlraum bleibt, der sich in vier unter gleichen Winkeln zueinander gestellte dreiseitige Spalten fortsetzt und durch diese mit den benachbarten Zwischenräumen gleicher Form zusammenhängt. Am besten kann man diese Räume regulären Tetraëdern mit eingebauchten Wandungen und ausgezogenen Ecken vergleichen, welche letzteren in die entsprechenden ebenso ausgezogenen Ecken der benachbarten Tetraëderräume übergehen und so den Zusammenhang sämtlicher Lückenräume untereinander herstellen. Denkt man sich nun dieses ganze Lückensystem mit einer halbweichen Masse gefüllt und die Kugeln als leere

Räume, so entsteht ein der Stütze bedürftiges Gerüst halbweicher Substanz. Soll das zur Stütze dieses Gerüstes erforderliche Skelettsystem aus gleichartigen beweglichen Skelettkörpern mit drehrunden Aesten bestehen, so wird jeder dieser Skelettkörper sein Zentrum notwendig in der Mitte je einer solchen tetraëdrischen Masse haben müssen, wie sie zwischen je vier benachbarten Hohlkugelräumen vorhanden ist, und es müssen von diesem Zentrum aus vier Balken in die Achsen der vier ausgezogenen Ecken des tetraëdrischen Gebildes ausgehen. Es werden demnach als beste Stützkörper einer derartig gebauten Masse gerade solche regulären Tetraëder erfordert, wie wir sie in dem entsprechend gearteten Parenchym bei Tetraxoniern zwischen den Geißelkammern antreffen und als typische Skeletteile dieser Spongiengruppe längst erkannt haben.“ (F. E. SCHULZE.) Aehnliche Anschauungen hat später auch MINCHIN geäußert (94).

Man wird diesen Ausführungen F. E. SCHULZES durchaus beipflichten können, ohne zu vergessen, daß es sich dabei lediglich um eine biologische Erklärung handelt, um die Konstatierung einer zweckmäßigen, durch Selektion erworbenen Anpassung, deren Bestehen in keiner Weise ihr Werden zu erklären vermag. Das Selektionsprinzip ist, wie auch DREYER hervorhebt, „nicht imstande, das Wesen einer Bildung zu erklären. Die Selektion kann von verschiedenen Bildungen eine, welche den Verhältnissen am besten entspricht, auswählen und ihre Entwicklung begünstigen, nicht aber als bildender Faktor selbsttätig wirken; sie ist ein äußerlich regulatives, aber kein innerlich formatives Prinzip; sie kann in vielen Fällen das Vorhandensein einer Bildung, dieser oder jener zweckmäßigen Einrichtung erklären, niemals aber den Bildungsvorgang selbst.“ (DREYER.) SCHULZE war sich dessen sehr wohl bewußt und bemerkt ausdrücklich, „daß die Gestalt der Spongiennadeln durch die organische Grundlage, in und aus welcher dieselben entstehen, bedingt wird, und daß hier die formativen Kräfte keine prinzipiell anderen sind, als diejenigen, welche überall bei der Formgestaltung des Organismus und seiner Teile wirksam sind“. In ähnlicher Weise äußert sich auch v. EBNER, indem er die äußere Form der Kalkschwammspicula „von der spezifischen Tätigkeit eines lebenden Organismus“ bedingt sein läßt.

Ohne allen Zweifel lassen sich, ganz abgesehen von den einfachen von F. E. SCHULZE als Ausgangspunkt seiner Betrachtungen gewählten Beispielen, noch in zahlreichen anderen Fällen zweckmäßige Beziehungen zwischen Form und Anordnung der Skelettelemente der Spongien und deren Widerstandsfähigkeit gegen mechanische Einwirkungen oder, kurz gesagt, ihrer Festigkeit erkennen. Es sei hier nur an die großen, zum Teil riesigen ankerförmigen Kieselnadeln erinnert, welche den Wurzelschopf der Hyalonemen zusammensetzen und mittels deren jene Schwammformen im Bodenschlamme befestigt sind. „Wir kennen zurzeit sehr nahe verwandte, vielleicht sogar derselben Gattung zuzurechnende Formen, deren eine auf weichem Boden vorkommt und einen ausgebildeten Wurzelschopf besitzt, während die andere, fester Unterlage aufgewachsen, nichts davon zeigt.“ (F. E. SCHULZE.) SCHULZE hält es sogar für möglich, daß ein und dieselbe Art je nach Umständen einen Wurzelschopf produzieren könnte oder nicht. Ein besonders interessantes Beispiel für die weitgehende Anpassungsfähigkeit gerade der Spongien gegen-

über der verschiedenen mechanischen Beanspruchung auf Druck und Zug liefert die bekannte zierliche *Euplectella aspergillum* (Fig. 109). „Die mechanischen Bedingungen sind hier verhältnismäßig einförmig. Die berühmt gewordene Fundstätte bei der Insel Zebu liegt in etwa 100 Faden Tiefe. In dieser Region treten erhebliche Druckdifferenzen von der Oberfläche her nicht mehr auf. Selbst die höchsten Wellen vermögen wohl kaum mehr als eine Druckzunahme um 10 Proz. herbeizuführen. Stärkere Wasserbewegungen in der Tiefe sind nicht vorhanden, dagegen können konstante submarine Strömungen mit bestimmter Richtung auftreten. Dadurch wird der aufrecht im Sande steckende röhrenförmige Schwamm von einer Seite her auf Druck und Zug beansprucht, dem die mechanische Konstruktion genügend Widerstand leisten muß." (C. Keller.) Die Tragfestigkeit, mit welcher offenbar die Röhrenform der *Euplectella* zusammenhängt, wird durch longitudinale Nadelzüge oder Rippen, welche durch zirkuläre Rippen zusammengehalten werden, noch wesentlich erhöht. „Es gibt aber außerdem noch zwei Systeme von Rippen, welche spiralig verlaufen und sich ungefähr unter einem rechten Winkel kreuzen. Auch diese Bildungen sind nicht zufällig, sondern sie verstärken die Schwammwandung in der Richtung der Spannungstrajektorien, welche

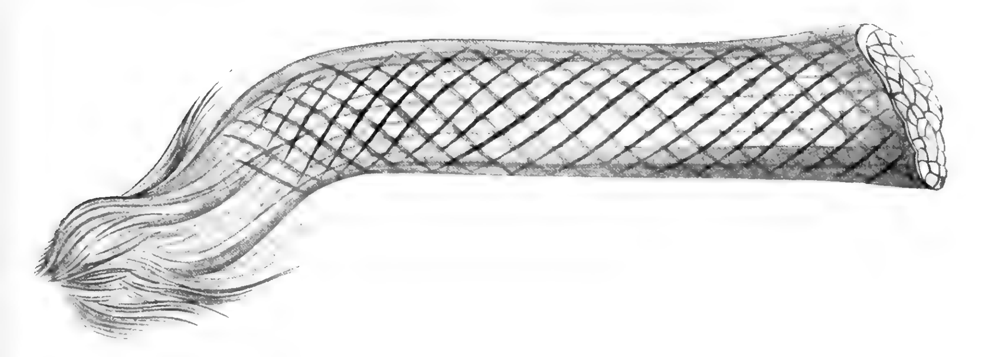


Fig. 109. *Euplectella aspergillum* (halbschematisch). Die beiden Spiralrippensysteme stellen Verstärkungen in der Richtung der Spannungstrajektorien dar. Die Zugkurven sind heller, die Druckkurven dunkler gehalten. ($^2/_3$ der nat. Größe.) (Nach Keller.)

durch einen von der Seite her wirkenden Wasserdruck hervorgerufen werden. Wirkt nämlich auf die Wand eines Hohlzylinders, der an der Basis fixiert, am entgegengesetzten Ende frei ist, von der Seite her ein senkrecht zum Zylindermantel gerichteter Druck, so entstehen Druck- und Zugkurven, welche unter einem Winkel von 45° von der Basis spiralig emporsteigen und zwei Kurvensysteme bilden, welche sich unter rechtem Winkel schneiden. Betrachtet man den Verlauf der Spiralrippen (Fig. 109) bei *Euplectella*, so leuchtet ein, daß dieselben mit dem Grade der Genauigkeit, wie man ihn bei organischen Gebilden nicht größer erwarten darf, in der Richtung der Spannungstrajektorien verlaufen und daher eine Verstärkung der auf Zug und Druck beanspruchten Wand in der Richtung der größten Beanspruchung herbeiführen. Die beiden Spiralrippensysteme sind gegen den Horizont um 45° geneigt und kreuzen sich

unter rechtem Winkel, das eine entspricht den Zugkurven, das andere den Druckkurven.“ (Keller, 59.) Es ist von großem Interesse, vom ökologischen Standpunkt aus die Skelette der Kieselschwämme mit jenen der Tripyleen unter den Radiolarien zu vergleichen.

Es war schon früher davon die Rede, daß bei *Cannosphaera* (vgl. oben Fig. 84) das Skelett in seiner Gesamtheit ein Fachwerk darstellt, bei welchem die äußere Gurtung durch die Gitterschale, die innere Gurtung durch das Innengehäuse und die Füllung durch die Radialbalken gebildet werden. Ferner sind bei *Cannosphaera* die Radialstacheln als Druckfänger oder Druckvermittler, die inneren Ankerfädchen als intermediäre Stützelemente anzusehen. Zu einem Fachwerk ganz ähnlicher Art sind auch die Skeletteile der Hexactinelliden zusammengefügt. „In Fig. 94d ist die Anordnung der Skeletteile von *Hyalonema Heideri*, wie sie sich auf einem senkrecht geführten Schnitt durch die Kelchwand darstellt, wiedergegeben. Die tangentialen Strahlen der hypodermalen Fünfstrahler entsprechen in ihrer Gesamtheit (*tp* der Figur) der äußeren Gitterschale von *Cannosphaera*, während die durch die Tangentialstrahlen der im Parenchym gelegenen Sechsstrahler gebildete Lage mit dem inneren Gehäuse von *Cannosphaera* verglichen werden kann. Ferner entsprechen die Radialstrahlen der Fünf- und Sechsstrahler (*rp* und *ro*) den Radialbalken von *Cannosphaera*, die dermalen Pinnulae (*p*) stehen nach Anordnung und Struktur den Radialstacheln und die zahlreich vorhandenen kleinen Sechsstrahler den inneren Ankerchen gegenüber.“ „Auch in funktioneller Hinsicht ergibt sich eine vollständige Uebereinstimmung: insbesondere dürfen wohl die Pinnulae, welche, wie die Radialstacheln je einen Hautkegel emporheben, als Apparate zur Aufnahme und Verteilung äußerer Druckwirkungen, also als äußere Druckfänger oder Druckverteiler und die kleinen parenchymalen Sechsstrahler, wie die inneren Ankerchen, als intermediäre Stützelemente, als innere Druckfänger bezeichnet werden. Ein Unterschied besteht freilich zwischen den beiden Gerüstformen. Bei den Hexactinelliden sind die einzelnen Skelettelemente nicht fest verbunden, während bei *Cannosphaera* sämtliche Teile teils direkt ineinander übergehen, teils durch Gelenke miteinander in Zusammenhang stehen, teils, wie die inneren Ankerchen, durch Kieselfäden an den Radialbalken befestigt sind. Es ist klar, daß diese Verschiedenheit ohne weiteres in der Beschaffenheit des Weichkörpers eine Erklärung findet: bei den Schwämmen ist der Weichkörper ein konsistentes zelliges Gewebe mit eigenem inneren Zusammenhalt, bei *Cannosphaera* dagegen eine Komplex von Gallerte und zarten Plasmasträngen, welcher ohne ein in sich selbst zusammenhängendes Skelett keine genügende Kohärenz besitzen würde, um seine Eigenform zu bewahren.“ (V. Häcker.) Es sei auch noch auf die Analogien hingewiesen, welche zwischen der Form der die Körperoberfläche überragenden Strahlen der dermalen Fünf- und Sechsstrahler (Pinnulae u. a.) mit den Bäumchen der *Aulosphaera dendrophora* oder mit den gleichmäßig bedornten Radialstacheln von *Aulastrum spinosum* bestehen. Unzweifelhafte Beziehungen zu mechanischen Einwirkungen treten auch bei jenen zierlichen 6-strahligen Kieselgebilden der Hexactinelliden hervor, die als „Florikome“ bezeichnet werden (vgl. oben Fig. 94a). Häcker hält es für wahrscheinlich, „daß dieselben einen kugelförmigen, gegenüber der Umgebung in

irgendwelcher Hinsicht differenzierten Gewebskörper einschließen und mit ihren gezähnelten Endschirmen dessen membranartige Grenzschicht umfassen, sowie die Spathillen der Aulacanthiden in der extracalymmalen Sarkodehaut festhaften. Trifft nun ein Druck von irgendeiner Seite her dieses kugelige Gebilde, so wird das Florikom gemäß seiner besonderen Struktur in zweierlei Weise wirksam sein: es wird erstens infolge der federnden Beschaffenheit seiner Arme den Druck abschwächen und zweitens auf Grund seines sechsstrahligen Baues den Druck, soweit derselbe nicht schon durch die Federwirkung aufgehoben ist, verteilen. Trifft nämlich ein Druck das Gebilde genau in der Achsenrichtung eines Einzelbündels, so wird er auf dessen Antipoden übertragen und durch diesen verteilt werden. Setzt jedoch die Druckwirkung an einem anderen Punkte der Oberfläche ein, so wird sie in 2 oder 3 Komponenten zerlegt und demgemäß durch die Antipoden eine noch ausgiebigere Verteilung erfahren.“ (Häcker.)

„Bei einzelnen Varianten wird entweder die federnde, druckschwächende oder die druckvermittelnde und verteilende Wirkung der Skeletteile verstärkt. So finden wir z. B. bei den Discohexastern von *Saccocalyx pedunculata* (Fig. 94b) durch spiralige Drehung der Arme die erstere, bei den entsprechenden Gebilden von *Dictyaulus elegans* dagegen (Fig. 94c) durch gleichmäßigere Verteilung der Endschirme die letztere Wirkung mehr berücksichtigt.“ (Häcker.) Leider sind die Beziehungen der Weichteile zum Skelett bei den Hexactinelliden noch recht wenig erforscht, so daß sich über die finale Bedeutung der so mannigfaltigen Skelettstrukturen vielfach ein bestimmtes Urteil noch nicht gewinnen läßt.

Wenden wir uns nun wieder der Frage nach der Bildungsweise und dem Wachstum der Skelettelemente zu, so ist zunächst noch einer Theorie zu gedenken, welche Sollas in seiner 1888 erschienenen Monographie der Tetractinelliden vertrat, der zufolge die Nadelform durch Kräfte, welche während des Wachstums der Spicula auf diese einwirken, mechanisch bedingt sein sollte. Er geht von der Ansicht aus, daß alle Spicula in Richtung der Linien des kleinsten Widerstandes wachsen. „Die ursprüngliche Form eines Spiculums wäre die eines kleinen Körnchens (a minute granule) von mehr oder weniger sphärischer Gestalt. Im übrigen steht Sollas auf dem unzweifelhaft richtigen Standpunkt, daß alle Schwammnadeln intracellulär entstehen.“

Wenn man die große Bedeutung, welche der Vierstrahlertypus für die Skelettbildung so vieler und so verschiedener Tiere zweifelsohne besitzt, berücksichtigt und insbesondere auch die Entwicklungsgeschichte der Echinodermen-Skelette mit in Betracht zieht, bei welchen es so ohne weiteres gar nicht möglich ist, die Beziehungen zum Drei- resp. Vierstrahlertypus zu erkennen, so liegt es nicht fern, den Gedankengang Schulzes weiter zu verallgemeinern und in der Struktur der lebenden Substanz selbst resp. der aus ihr bestehenden Gewebe eine im strengen Wortsinn mechanische Erklärung für die Form der Drei- und Vierstrahler zu suchen. Diesen Schritt hat Dreyer getan, indem er, wie schon früher bei Besprechung der Radiolarien-Skelette gezeigt wurde, die Kugelmorphologie in umfassendster Weise zur Erklärung der Skelettformen heranzog. So ansprechend dieser Versuch erscheinen mag, wenn man bloß gewisse, allerdings zahl-

reiche Formen jener einzelligen Organismen berücksichtigt, so wenig glücklich scheinen mir die weiteren Verallgemeinerungen Dreyers zu sein. Während Schulze seine Betrachtungen vorsichtigerweise nur an direkt nachweisbare Bauverhältnisse der Spongien knüpfte, nimmt Dreyer ganz willkürlich Beziehungen zwischen dem gallertigen Sternzellengewebe des Mesoderms und den Kalk- resp. Kieselnadeln an, die durch die Beobachtung in keiner Weise gerechtfertigt erscheinen, und gegen welche insbesondere die neueren Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Spongienskelette mit Entschiedenheit sprechen. Mit welcher theoretischen Voreingenommenheit Dreyer das ganze Problem der Spiculabildung bei den Spongien behandelt, geht schon aus dem Umstande hervor, daß die älteren Angaben über intracelluläre Entwicklung gewisser Kieselnadeln ganz mit Stillschweigen übergangen werden. Für Dreyer ist die Gestaltung der Drei- und Vierstrahler einfach eine physikalische Notwendigkeit. Denn wenn überhaupt Skelettelemente in den Interstitien kugeliger Räume (resp. Körper) entstehen, so müssen sie auch notwendig jene Formen annehmen. „Ebenso wie bei den Geißelkammern der Spongien, so ist auch bei den Zellen, den Vakuolen und den Plasmawaben diejenige Stellung (der Skelettelemente) die beste, bei der in der von Schulze charakterisierten Weise immer je 4 blasige Elemente zusammenstehen, und für die Stütze der hierdurch gebildeten Zwischenwände ist der Vierstrahler die zweckmäßigste und daher auch durch die Selektion gezüchtete Form.“ (Dreyer). Hiergegen ist vor allem zu bemerken, daß von einem solchen durch seine besonderen Formverhältnisse die Skelettelemente modellierenden Substrat im Mesenchym der Spongien nichts zu finden ist, und selbst wenn man zugeben wollte, daß, intracelluläre Entstehung der Spicula vorausgesetzt, das schaumig strukturierte Plasma für die Formgestaltung der allerersten Anlagen bestimmend wäre, so kann doch nicht die Rede davon sein, deren weiteres Wachstum auf das gleiche Prinzip zurückzuführen. Aber nicht einmal das erstere kann, wie wir sehen werden, als zutreffend gelten.

b) Die Schwammnadeln als „geformte Sekrete“.

α) Kieselspicula.

Seit Lieberkühn und Carter (14—19 u. 66—69) ist es bekannt, daß die Kieselnadeln bei *Spongilla* ursprünglich in kernhaltigen Zellen entstehen. Carter gibt an, daß die Spicula von *Spongilla* zunächst membranös und biegsam sind und erst später erhärten. Kölliker (63) hält es für wahrscheinlich, daß mit Rücksicht auf die Kieselspicula „die Bildung des organischen Zentralfadens das erste ist, sowie daß derselbe durch Verdichtung eines Teiles des Zellinhaltes entsteht analog etwa einer Muskelfibrille und anderen geformten Bildungen im Zellinhalte.“

„An diesen Fäden würde dann die Kieselerde aus dem Zellinhalte sich ablagern und eine Scheide bilden, die durch immer neue Ablagerungen von außen sich verdicken könnte.“ Diese Anschauung Köllikers erhält eine sehr wesentliche Stütze in Beobachtungen Bütschlis aus neuester Zeit, von welchen bereits die Rede war, und welche mit Entschiedenheit darauf hinweisen, daß die organischen

Achsenfäden der Kieselnadeln das Zuerstgebildete darstellen, ein Substrat, welches formbestimmend ist und erst sekundär verkieselt. Wie schon aus den Dimensionen der völlig entwickelten Nadeln sich ergibt, kann nicht davon die Rede sein, daß sich dieselben innerhalb ihrer Bildungszellen vollkommen ausgestalten, vielmehr scheint es bereits KÖLLIKER (l. c.) „kaum anders möglich, als anzunehmen, daß die Nadeln später frei werden und selbständig weiterwachsen. Ebenso wie früher aus dem Inhalt der Bildungszellen, so könnten später unter Mitwirkung der umgebenden Parenchymzellen immer neue Schichten von Kieselerde auf die ursprünglich gebildeten sich absetzen und so die Nadeln zuletzt ihre typische Länge, Dicke und ihre Auswüchse aller Art erlangen."

Auch NOLL (100) gibt für *Spongilla fragilis* an, daß der Zentralfaden das zuerst Entstehende ist. Wenn man von den Hexactinelliden absieht, werden anscheinend in der großen Mehrzahl der Fälle die Spicula der Kieselschwämme in je einer Zelle (Silikoblast) angelegt und weiter ausgestaltet. Dies gilt nicht nur von den einfachen Kieselnadeln, sondern auch von den komplizierteren Formen. Während O. SCHMIDT (115, 116) die „Chele" (Nadeln mit schaufelförmigen Endhaken) durch Verkieselung der „Membran" der Mutterzelle in der entsprechenden Ausdehnung hervorgehen ließ (Fig. 110 A), darf es zurzeit als sicher gelten, daß die erste Anlage jedes Kieselspiculums stets im Innern des Plasmakörpers, meist in der Nähe des Kernes erfolgt. Selbst wenn einfache Stabnadeln schon sehr groß geworden sind, findet man sie noch immer von einer dünnen Schicht Plasma des entsprechend ausgedehnten einkernigen Silikoblasten umhüllt (Fig. 110 B, C). Es kann demnach kein Zweifel bestehen, daß sie zunächst nur durch Apposition wachsen, wobei die besondere Form und Oberflächenbeschaffenheit als eine zunächst nicht näher analysierbare spezifische Leistung der sezernierenden Zelle anzusehen ist.

Daß bei dem oft riesige Dimensionen erreichenden Wachstum mancher Kieselnadeln die ursprüngliche Bildungszelle wohl nicht allein ausreichend sein kann, haben schon die älteren Autoren hervorgehoben (s. oben KÖLLIKER). An älteren Kieselgebilden wurden denn auch wiederholt mehrere Kerne anlagernd beobachtet. So bildet MAAS (77) an den Doppelschaufeln (Anisochelen) der Larve von *Esperia Lorenzi* je 4, SOLLAS an den 4-strahligen „Triänen" von *Isops phlegraei* zahlreiche Kerne ab. Auch DELAGE (21, 22) fand zwei oder mehr Zellen an den Spiculis von *Esperella*, die er auf eine Teilung der Mutterzelle bezieht. MAAS (78) spricht bei den großen Stabnadeln von *Tethya* von einem „epithelialen Belag zur Kieselausscheidung", einem „organischen Rock", der aus reihenförmig angeordneten Bildungszellen besteht (Fig. 110 D), die manchmal zu einem „Syncytium" verschmelzen. Ob diese Zellen aus der Teilung der Mutterzelle hervorgehen oder adventitieller Natur sind, erscheint noch unentschieden. BÜTSCHLI (13) konnte an den großen Kieselnadeln von *Tethya* durch Färbung mit Dahlia ebenfalls die Silikoblasten zur Anschauung bringen. Er fand die Nadeln „dicht umgürtet von einer großen Anzahl vielfach verzweigter Bänder, die aber nichts anderes darstellen als Verdickungen einer zwischen ihnen und der Oberfläche der Nadel ausgebreiteten dünnen Plasmaschicht. Hier und da waren dunklere Kerne erkennbar." Ganz ähnliche reich verzweigte zellenähnliche Gebilde fand BÜTSCHLI in ziemlich regelmäßigen Abständen auch an der Oberfläche des organischen Achsenfadens. Ihre Bedeutung ist vorläufig noch ganz unklar (Fig. 100 a, b, c).

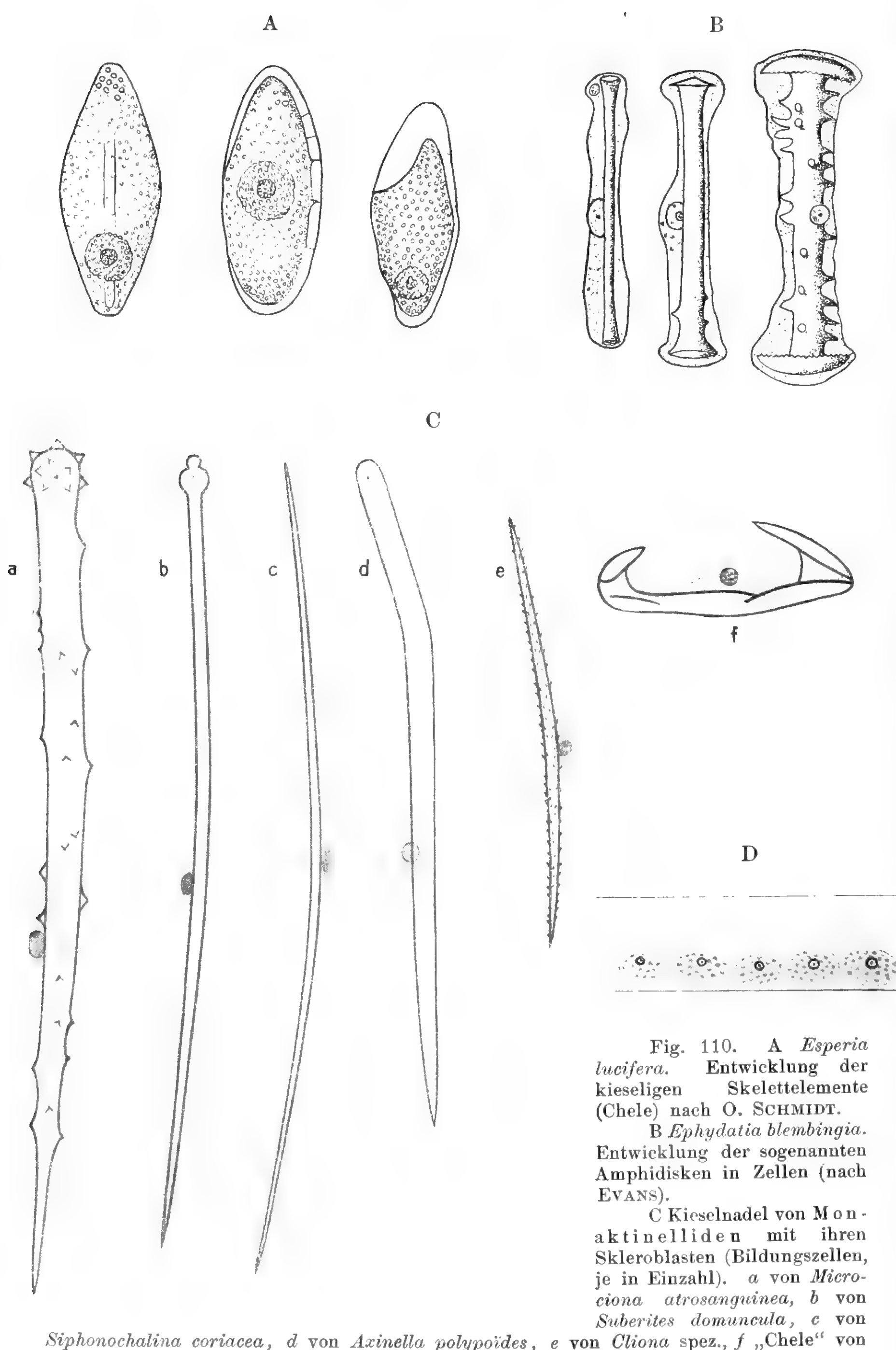


Fig. 110. A *Esperia lucifera.* Entwicklung der kieseligen Skelettelemente (Chele) nach O. Schmidt.

B *Ephydatia blembingia.* Entwicklung der sogenannten Amphidisken in Zellen (nach Evans).

C Kieselnadel von Monaktinelliden mit ihren Skleroblasten (Bildungszellen, je in Einzahl). *a* von *Microciona atrosanguinea, b* von *Suberites domuncula, c* von *Siphonochalina coriacea, d* von *Axinella polypoïdes, e* von *Cliona* spez., *f* „Chele" von *Esperella lingua* (nach Woodland).

D *Tethya.* Stück einer Stabnadel aus einem ganz jungen Schwämmchen nach Entkieselung durch Fluorwasserstoffsäure. Epithelialer Zellbelag (nach Maas).

Ursprünglich erscheint jedes Spiculum in Gestalt eines kleinen rundlichen stark lichtbrechenden Körnchens im Plasma der Zelle, welches dann entweder einfach in die Länge oder strahlig auswächst. Das letztere geschieht z. B. bei der Bildung der „Chiaster" und „Sphäraster" von *Tethya* (Fig. 111). Es sind das kleinere und größere Kieselsterne, von denen die ersteren in der Oberflächenschicht der jungen Knospen in Massen liegen. Die Mutterzellen derselben sind nach MAAS (l. c.) kleine Elemente, deren Plasma von sehr gleichmäßigem Granulis dicht durchsetzt wird. Die Form dieser von einer ziemlich derben Membran umschlossenen Zellen ist kugelig oder oval (Fig. 111a). „Die Bildung der Chiaster selbst muß sehr rasch erfolgen, denn man sieht fast nur solche körnererfüllten Bildungszellen neben ebenso membranösen mit klarem Plasma, die bereits einen fertigen Stern mit allen Strahlen umschließen, in bunter Mischung durcheinander liegen. Zwischenstadien sind selten, kommen aber bei der Menge der Bilder doch zur Erscheinung."

Die ersten Andeutungen (Fig. 111a) sind einzelne Radiärbälkchen, meist ganz unsymmetrisch, nur von einer Seite mit dem Kreuzungspunkt in der Nähe des Kernes. Die Granulationen sind bereits vermindert und schwinden um so mehr, je mehr Chiasterstrahlen gebildet werden, bis schließlich nach Ausbildung des Sternes die ganze Zelle glasig hell ist und der Kern sehr deutlich hervortritt (Fig. 111 b). Der Chiaster charakterisiert sich durch den Mangel eines eigentlichen Zentrums, nur durch das Zusammentreffen der Radiärbälkchen selbst entsteht ein Mittelteil. Die Bälkchen nehmen nach der Peripherie etwas an Dicke zu und können da leicht geknöpft sein oder eine etwas höckerige Oberfläche zeigen. Es hängt dies damit zusammen, daß zuletzt nur an der Peripherie der Zelle die Kieselausscheidung vor sich geht und hier auch noch die letzten Granulationen im Plasma zu sehen sind. Der Stern spannt alsdann die kugelige Zelle und bringt sie in eine mehr unregelmäßige polygonale Gestalt (Fig. 111b), bis sie schließlich nachgibt, den Stern freilegt und selbst nur noch locker anliegt. Ganz anders vollzieht sich nach demselben Autor die Bildung der vielmal größeren Sphäraster. In geeigneten Entwicklungsstadien der Knospen findet man im Mark „große Mengen kleiner und kleinster Sphäraster in allen Abstufungen bis zu 5 μ und bei weiterem Suchen entdeckt man auch ihre Bildungszellen und sieht solche mehrzackige Gebilde noch innerhalb von Zellen liegen. Auch die Zellen, die hier die Bildung besorgen, sind anderer Art als bei den Chiastern. Sie besitzen einen Nucleolus im bläschenförmigen Kern. ihr Plasmaleib ist nicht scharf konturiert, gewiß nicht von einer Membran umgeben. Die erste Anlage des Konkrementes scheint innerhalb einer Vakuole zu erfolgen und ist kugelig, dann sieht man mehrere (2—3) Zacken davon ausgehen. Gar nicht selten aber sind typische, 4-strahlige Nadelformen innerhalb einer Zelle zu sehen, richtige Tetractine, nur daß die Strahlen naturgemäß recht kurz im Verhältnis zu ihrem Vereinigungszentrum sind (Fig. 111c). Es sind dies Stadien, die durchaus an die Bilder und Angaben erinnern, die F. E. SCHULZE für *Plakina* und *Corticium* also für typische Tetractinelliden über die Anlage der Nadeln gebracht hat. Es kommen aber auch kleine kugelige und vielstrahlige Sphäraster intracellulär vor, so daß nachher nur ein Weiterwachsen im gleichen Sinne zu erfolgen hätte. Häufiger scheinen die kleinen vielstrahligen Kieselsterne dadurch zustande zu kommen, „daß sich zwei Tetrastermutterzellen mit ihren Nadeln zusammenlegen und dann die Tetractine selbst verschmelzen". Hierbei kommt, da ja die Strahlen nur kurz sind, ein ziemlich massiges Gebilde mit annähernd kugeligem Zentrum und 8 kleinen Strahlen zustande, der Ausgangspunkt für das weitere Sphärasterwachstum (Fig. 111c, d). Man kann öfters die beiden Tetractine noch

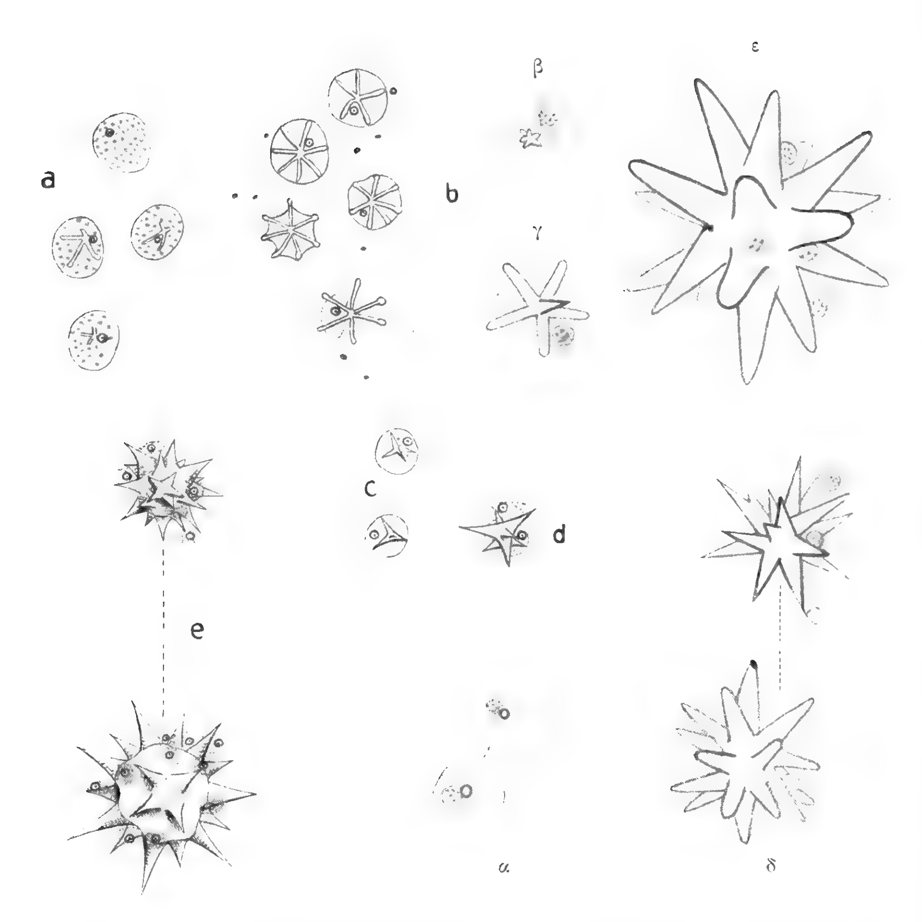


Fig. 111. Entwicklung der „Chiaster“ und „Sphäraster“ von *Tethya lyncurium* nach Maas (*a*—*e*) und Woodland (α—ε). *a* Vier einzelne Chiasterbildungszellen (eine noch ohne Kieselausscheidung, in den anderen um den Kern asymmetrisch beginnend. *b* Mehrere Chiaster mit ihren Bildungszellen im Gewebe. *c* Zwei Zellen mit dem sogenannten Tetraktinstadium des Sphärasters. *d* Zur Verschmelzung sich anschickende Tetraktine. *e* Weiteres Wachstum der Sphäraster mit Hilfszellen parenchymatischen Ursprungs. α je ein Kieselkörnchen als Ausgangspunkt, γ Entstehung der Chiaster, β, δ, ε Entstehung der Sphäraster nach Woodland.

teilweise getrennt, teilweise mit ihren Kiesellagern verschmolzen beobachten. Von nun ab erfolgt die weitere Vergrößerung durch Auflagerung von neuen Kieselschichten, die von einer Anzahl Bildungszellen besorgt wird, die wahrscheinlich aus dem Parenchym heranwandern und sich anlegen. „Man sieht solche Zellen von unregelmäßiger Form, ziemlich kleinem Plasmakörper mit regelmäßigen Granulationen fast an jedem Sphäraster in größerer oder kleinerer Zahl (Fig. 111e). Sie liegen an verschiedenen Stellen, bald mehr am kugeligen Zentrum angehäuft, bald sich deutlich den Strahlen anschmiegend und diese einhüllend, bald um den Grund der Strahlen herumgebogen. Das Größenwachstum betrifft dementsprechend bald mehr den zentralen Körper, bald mehr die Strahlen und zwar mit einer gewissen Regelmäßigkeit abwechselnd.“

Diesen Angaben von Maas ist in wesentlichen Punkten von Weltner (149) und besonders von Woodland (152) widersprochen worden. Beide leugnen entschieden

die Entstehung der Chiaster und Sphäraster aus einzeln entstehenden Stäbchen resp. Tetrakten und konnten sich auf das sicherste davon überzeugen, daß der Ausgangspunkt sowohl der Sterne wie der einfachen Stabnadeln stets ein kleines im Innern der Bildungszelle gelegenes Kieselkörnchen ist, so daß es an ganz jungen Stadien unmöglich ist, zu erkennen, was sich schließlich daraus entwickeln wird. Wenn an den größeren Formen der Sphäraster (Fig. 111 δ, ε) mehrere Kerne zu sehen sind, so leitet sie WOODLAND aus der Teilung des Mutterkernes her und bezieht sie nicht, wie MAAS, auf zugewanderte Zellen.

Wie in ihren Formverhältnissen, so unterscheiden sich die Hexactinelliden auch in der Art, wie die Hexactine gebildet werden ganz wesentlich von allen anderen Kieselschwämmen. Es liegen bisher nur wenig Beobachtungen vor, was ja mit Rücksicht darauf, daß es sich fast ausschließlich um Tiefseebewohner handelt, sehr begreiflich erscheint. IJIMA (57, 58), F. E. SCHULZE (120—123) und WOODLAND (152—153) sind die einzigen Forscher, denen wir unsere noch spärlichen Kenntnisse auf diesem Gebiete verdanken. Als besonders charakteristisch muß es gelten, daß die ersten Anlagen der Hexactine sich nicht in einer einzelnen Zelle bilden, wie es sonst für die Kieselschwämme die Regel ist, sondern in einer vielkernigen Plasmamasse (einem Syncytium). Wie es scheint, ist die ursprüngliche Form stets die eines einfachen Sechsstrahlers. Die weiteren oft sehr komplizierten Fortsätze und Anhänge (wie z. B. bei den Florikomen) bilden sich dann innerhalb zarter Ausstrahlungen der zentralen Plasmamasse. Oft grenzt sich die letztere von dem umgebenden Gewebe durch einen mit klarer Flüssigkeit gefüllten Raum ab (Fig. 112).

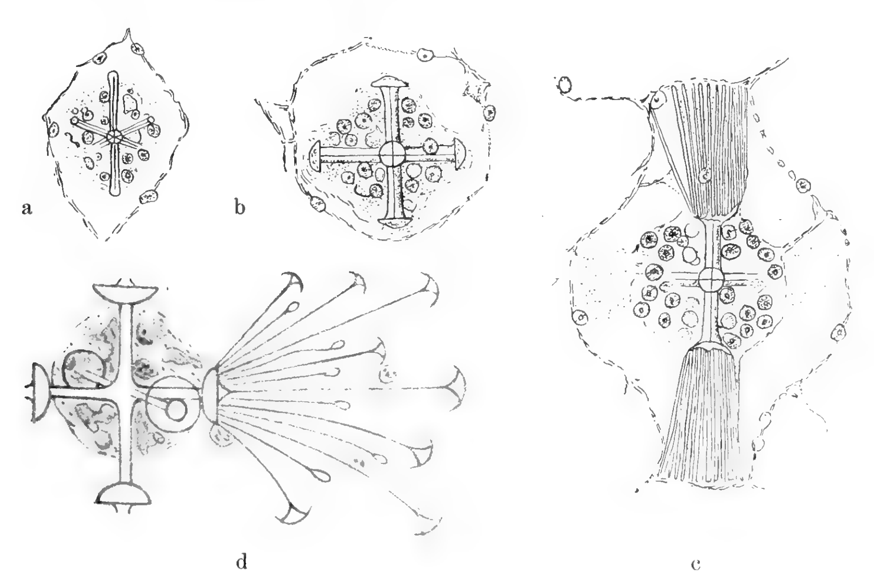


Fig. 112. a—c *Euplectella Marschalli*. Entwicklung der Hexaster. Junges Florikom in ein Skleroblastensyncytium eingebettet und von einer Art Kapsel umschlossen. b Junges Graphiokom; von den Scheiben, in welche die Hauptstrahlen auslaufen, wachsen später die Endäste aus, die in c an zwei Strahlen schon fertig entwickelt sind. d Hexakt von *Rosella podagrosa* mit Bildungszellen. (a—c nach IJIMA, d nach WOODLAND.)

β) Bildung der Kalkspicula.

Bezüglich der Bildung der Kalkspicula hat Metschnikoff schon 1874 einige Angaben gemacht (91 u. 91a). An ganz jungen Exemplaren von *Sycandra* fand er im Innern einiger Elemente des Zellhaufens noch ganz kleine, dem Durchmesser der Zellen gleich lange Nadeln (l. c. Taf. 21, Fig. 14); auch bei *Ascetta primordialis* lagen die kleinsten Kalkspicula im Innern großer, körniger Zellen (l. c. Taf. 22, Fig. 4). Wenn es demnach auch schon lange bekannt ist, daß die Spicula der Calcispongien ebenfalls im Innern von besonderen Bildungszellen entstehen, so verdanken wir doch erst Untersuchungen aus neuerer Zeit die Erkenntnis, daß die Sekretion hier wieder nach einem ganz anderen Modus erfolgt, der für die Kalkschwämme, wie es scheint, typisch ist.

Nachdem schon Maas (76, 79, 80, 84) beobachtet hatte, daß es sich bei den „Skleroblasten" (Nadelbildnern), in deren Plasmakörper die Skelettelemente als „geformte Sekrete" entstehen, um Abkömmlinge der indifferenten Dermalzellen (Ektoderm) handelt, ist diese Tatsache auch von Minchin (92—97) und Woodland (l. c.) wieder festgestellt worden. Nach Maas bildet sich bei Sykonen nach dem Festsetzen der Larve durch Teilung der Dermalzellen ein ganzes Lager solcher Spiculabildner unter den ersteren, die dann nach Minchin und Woodland tiefer in das skeletogene Parenchym einwandern. Zunächst ähneln die Zellen noch ganz dem Oberflächenepithel und enthalten reichlich Granula; sobald aber die Nadelbildung beginnt, verschwinden sie mehr und mehr. Die erste Entstehung der Spicula wird nun von Maas und den beiden letztgenannten Autoren ganz verschieden geschildert. Die (bei Sykonen) zuerst und manchmal schon in der Larve auftretenden Nadeln sind nach Maas „dünne, an beiden Enden gleichmäßig zugespitzte Einstrahler (Stabnadeln)", die einzeln in je einer Zelle als kleines unregelmäßiges Körnchen auftreten, welches aber bald zu einem Stäbchen auswächst, dem die Zelle schließlich gestreckt anliegt (Fig. 113a, b).

Dann beginnt aber die Nadel aus dem Schwammkörper herauszuwachsen, zunächst noch von Plasma überzogen, dann aber so weit

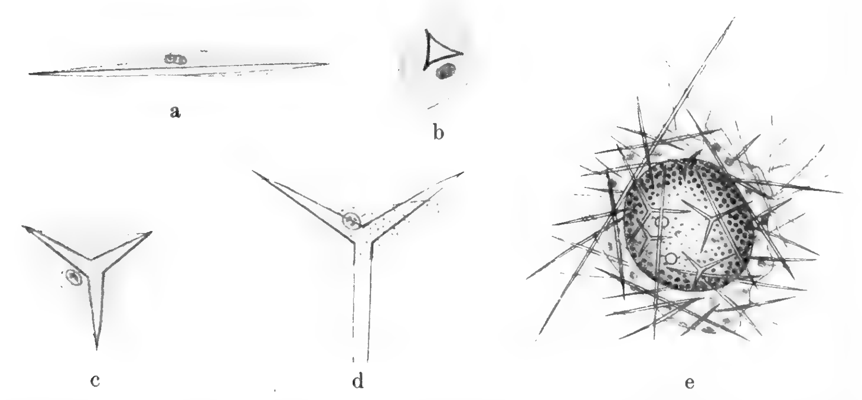


Fig. 113. *Sycandra setosa.* a—d Bildung von Ein- und Dreistrahlern. e Jugendstadium bald nach dem Ansetzen der Larve; reichliche Bildung von Einstrahlern, spärlichere von Dreistrahlern, gastraler Innenraum schon deutlich erkennbar. (Nach Maas.)

herausragend, daß ihr freier Teil um das Vielfache länger als der im Parenchym steckende, bekleidete ist. In diesem Stadium beginnt plötzlich ein außerordentlich rasches Wachsen dieser Nadeln, so daß man am lebenden Objekt unter dem Mikroskop sehen kann, „wie sich das junge Schwämmchen in überraschend kurzer Zeit mit einem Kleid herausragender Stacheln bedeckt“ (Fig. 113e). Man erhält fast den Eindruck, „daß es sich, nachdem einmal der Anfang der Nadelbildung als organischer cellulärer Vorgang (Sekretion) erfolgt ist, beim Weiterwachsen um einen rein chemischen Vorgang handelt, indem an das schon gebildete kohlensaure Kalkstück der Rest der Nadel kristallähnlich anschießt“ (Maas), ähnlich wie bei dem schon erwähnten Versuch von Sollas, wonach an Kalkspatkristalle in kalkhaltigem Wasser sich weitere Schichten anlegen können. Später noch näher zu erwähnende Untersuchungen von Maas haben den Nachweis erbracht, daß bei Asconen die jungen Dreistrahler noch nicht kristallinisch sind und zwischen gekreuzten Nicols gedreht nicht wie Kalkspat aufleuchten. Der Kristallisationsprozeß scheint erst später zu beginnen, und daher an sich nicht formbestimmend zu sein. In Uebereinstimmung hiermit konnte Maas auch an den kleinen Stabnadeln von Sykonen ein chemisch verschiedenes Verhalten der herausragenden jungen und der im Gewebe verborgenen älteren Teile der Nadeln konstatieren. Gewisse Reagentien (Farbstoffe) zerstören die ersteren, lassen dagegen die letzteren intakt. Mehr als eine Zelle und einen Kern konnte Maas bei den in Rede stehenden Einstrahlern, die eine gewisse Länge und Dicke nicht überschreiten, niemals feststellen und meint daher, daß die ursprünglichen Nadelbildner auch für das ganze übrige Wachstum der Nadel verantwortlich zu machen sind, soweit nicht etwa Kristallisationsverhältnisse dabei beteiligt sind. Auch für die mäßig großen Stabnadeln der Spongillen konnte Maas feststellen, „daß die ursprüngliche Bildungszelle ihnen, allerdings sehr blaß und in die Länge gezogen, noch anhängt, wenn sie $^1/_2$ mm, also nahezu ihre definitive Größe erreicht haben.

„Etwas anders geschieht die Bildung der Vier- resp. Dreistrahler (da alle Vierstrahler bei Sykonen als Dreistrahler vorgebildet werden). Sie erscheinen immer später und auch in viel geringerer Zahl, wenn schon eine ganze Menge wirrer Einstrahler vorhanden sind (Fig. 113e). Auch ihre Bildung zeigt sich zunächst in einer Zelle als ein unregelmäßiges Konkrement; wie viel allerdings von einer solchen Form bei einem so kleinen und empfindlichen Gebilde auf Reagentienwirkung zu setzen ist, ist schwer zu sagen. Sehr bald hat das Kalkstück eine bestimmt dreieckige Gestalt (Fig. 113b). Die Zelle teilt sich aber vorderhand noch nicht und selbst dann, wenn die Enden eine gewisse Länge erreicht haben, d. h. schon wirkliche Strahlen und Winkel vorhanden sind (Fig. 113c, d), ist nur eine einzige Bildungszelle zu sehen. . . . Später aber lassen sich mehrere Zellen in unregelmäßiger Verteilung erkennen, die an einem Strahl liegenden meist spindelförmig gestreckt, die in der Mitte oder am Ende liegenden meist von amöboider Gestalt.“ (Maas.) Ein schnelles kristallähnliches Wachsen konnte Maas an diesen Nadeln niemals beobachten. „Sie ragen auch niemals aus dem Schwämmchen heraus, sondern liegen immer in der Wandung und schließen sich in Form und Strahlenbiegung deren Krümmung an. Sie sind offenbar keine ganz starren Gebilde, sondern etwas biegsam; denn ihre Strahlen sind, dem Wachs-

tum des Schwämmchens folgend, in älteren Stadien viel weniger gekrümmt wie die jungen." (Maas.)

Wesentlich verschieden gestaltet sich die Bildung der Einstrahler sowohl wie auch die der Dreistrahler nach den Untersuchungen von Minchin (l. c.) und Woodland (l. c.). Was zunächst die monaxonen Kalkspicula betrifft, so wird jedes derselben durch das Zusammenarbeiten von zwei Bildungszellen erzeugt, eine Tatsache, die Bidder (2) für die Stabnadeln von *Grantia compressa* zuerst auffand. Durch Minchin wissen wir, daß jene 2 Zellen durch nicht vollständige Teilung aus einer Mutterzelle hervorgehen, doch hat Woodland auch nachträgliche Verschmelzung zweier ursprünglich freier Zellen zum Zwecke der Spiculumbildung beobachtet. Während die eine der beiden Bildungszellen mit dem dermalen Epithel in Verbindung bleibt, wandert die andere tiefer ins Parenchym. Nach Minchin wird bei *Leucosolenia complicata* die Kalknadel als ein heller Raum (Vakuole) von entsprechender Form angelegt (Fig. 114a), in dessen Innerem erst später Kalk abgelagert wird. Es macht den Eindruck, daß hier, ähnlich wie bei der Bildung der Foraminiferenkammern, zunächst eine Flüssigkeit abgesondert wird, aus der später Kalk auskristallisiert. Dieser Vorgang beginnt immer erst an dem später freien (distalen) Ende der Nadel, was besonders dann deutlich hervortritt, wenn dieses (wie bei *L. variabilis*) durch eine besondere Gestaltung (Lanzenform) ausgezeichnet ist (Fig. 114h). Das weitere Längenwachstum erfolgt dann ganz wesentlich durch Vermittlung der unteren, tiefer im Parenchym liegenden Zelle, die Minchin daher als „founder" (Bildner) bezeichnet (Fig. 114 d, e, h, i, k). Man erkennt dann im Inneren derselben meist deutlich die Fortsetzung (den jüngsten Teil) der Nadel als hellen Raum. Während die beiden Bildungszellen nun immer weiter auseinanderrücken, vollendet die obere hauptsächlich das Dickenwachstum der Nadel und wurde daher von Minchin als „thickener" (Verdicker) bezeichnet. Das Einwärtswandern des „Bildners" erreicht seine Grenze, wenn er bis an das Entoderm (Kragenzellen) vorgedrungen ist, da aber seine Bildungstätigkeit dann noch nicht erlischt, so wächst naturgemäß die Nadel nach außen und wird in gleichem Maße durch die sekretorische Tätigkeit der distalen (oberen) Bildungszelle verdickt. Ist das Längenwachstum beendet, so verläßt der „Bildner" die Nadel und auch der „Verdicker" verschwindet, nachdem er an das untere Ende der Nadel gewandert ist und dasselbe entsprechend abgerundet hat (Fig. 114e, k). Schließlich ist demnach das Spiculum ganz zellenfrei und wurzelt mit dem einen Ende im Schwammkörper, während das andere frei ins Wasser hineinragt.

Höchst interessant und wichtig sind die Beobachtungen Minchins und Woodlands über die Bildung der Dreistrahler resp. des basalen Tripodiums der Vierstrahler, indem sich herausstellte, daß diese Spiculaformen zusammengesetzte Gebilde sind. Ihre Strahlen entstehen aus je einer Zelle (Actinoblast) und setzen sich erst nachträglich zu einem Dreistrahler zusammen.

Die Mutterzellen (Actinoblasten) erscheinen als sehr leicht erkennbare, den Dermalzellen ähnliche, rundliche und mit dunklen Granulis dicht erfüllte Plasmakörper (Fig. 114a, b), die zum Teil vereinzelt, meist aber zu dreien (einem „Trio") gruppiert gefunden werden. Mitunter erscheinen die 3 Zellen noch durch erhebliche Zwischenräume voneinander getrennt, so daß es den Anschein hat,

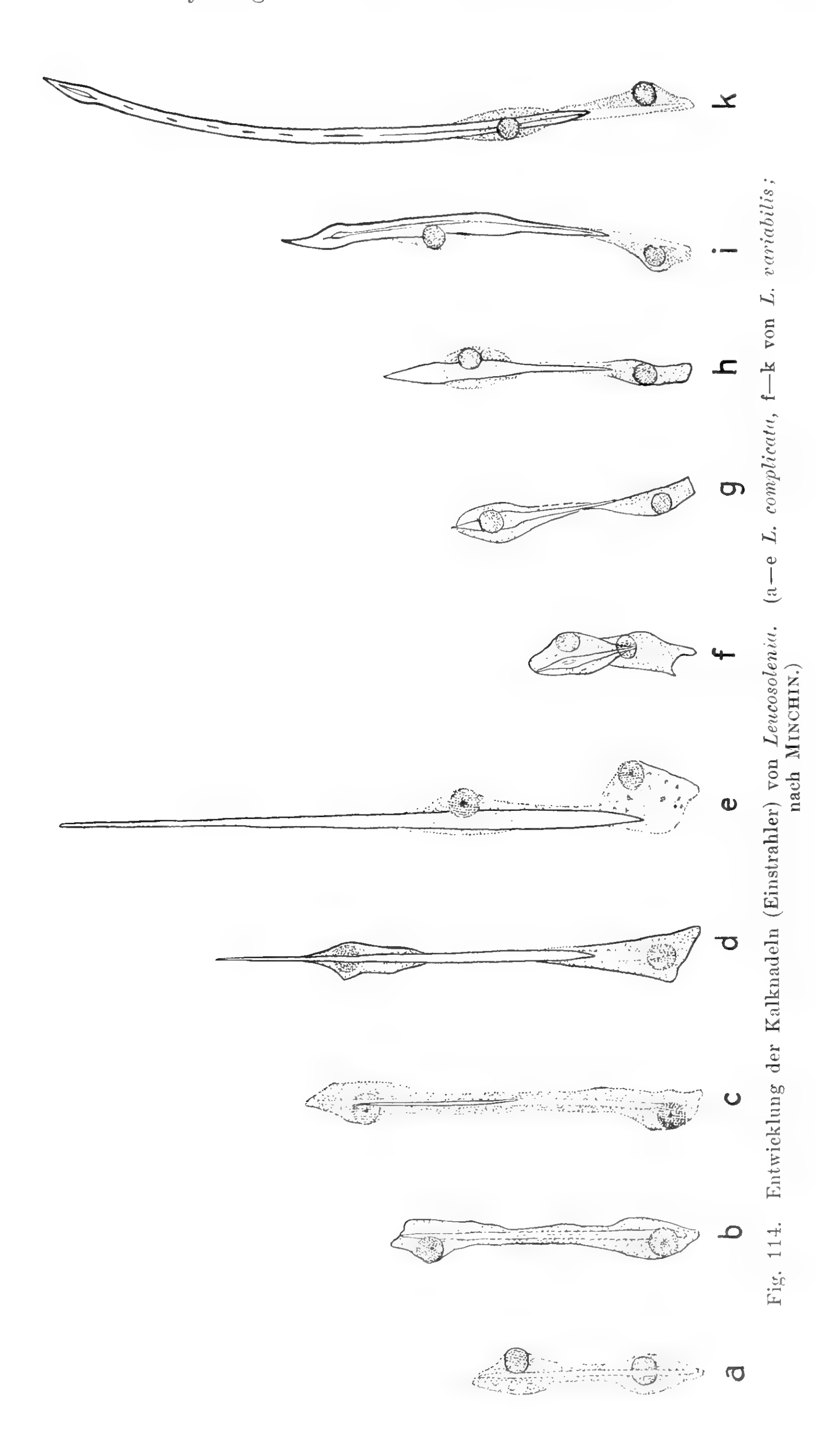


Fig. 114. Entwicklung der Kalknadeln (Einstrahler) von *Leucosolenia*. (*a*—e *L. complicata*, f—k von *L. variabilis*; nach MINCHIN.)

daß sie aufeinander zu wandern, um sich dann unter Abplattung der Berührungsflächen aneinander zu lagern. Durch Teilung jeder der 3 Zellen entsteht sehr bald eine Gruppe von 6 Zellen (Sextett; Fig. 115c), von denen je 3 in verschiedenen Ebenen gelegen sind. Ganz wie bei der Bildung der Stabnadeln bleiben nun die geteilten Zellen zunächst miteinander verschmolzen und erzeugen paarweise je einen Strahl des künftigen Dreistrahlers (Fig. 115 d, e, f). Ob die erste Anlage wie dort als ein mit Flüssigkeit gefüllter Hohlraum (Vakuole) erfolgt, ist wahrscheinlich, aber nicht sicher entschieden. Handelt es sich um sagittale Dreistrahler, so ist von vornherein der eine Strahl größer als die beiden anderen (Fig. 115 g, h, i). Auch hier fungiert weiterhin die eine Zelle als „Bildner", die andere als „Verdicker". Nachdem sich die 3 Nadeln im Zentrum des „Sextettes" vereinigt haben, während nun die Spicula weiter an Größe zunehmen, so daß sie sehr bald den Durchmesser der Bildungszellen um das Mehrfache übertreffen, beginnen diese ihre ursprüngliche Lage zu ändern, indem je eine Zelle eines zusammengehörigen Paares an der Basis der Strahlen verbleibt (Basalzellen), während die 3 anderen an die Spitze wandern (Apikalzellen; Fig. 115 h, i, k). Dadurch rückt der ganze Zellhaufen auseinander und läßt das Spiculum stellenweise anscheinend ganz frei. In Wirklichkeit erscheinen aber die Strahlen überall von einer zarten Plasmascheide überzogen.

Die Basalzellen zeigen immer eine abgerundete glatte Oberfläche, während die Apikalzellen meist zackig begrenzt erscheinen. Die Granula, mit welchen die Aktinoblasten ursprünglich dicht erfüllt waren, nehmen in gleichem Maße an Zahl ab, als das Spiculum heranwächst, eine für den sekretiven Charakter des ganzen Bildungsvorganges höchst bedeutungsvolle Tatsache, indem bei fast allen typischen Drüsenzellen die spezifischen Bestandteile des Sekretes in Form von Körnchen (Granula) abgelagert erscheinen. Auf alle Fälle spielen Granula bei den Sekretionsprozessen eine überaus wichtige Rolle. Das nächste Ereignis im Verlaufe der fortschreitenden Entwicklung der Spicula ist das Verschwinden resp. das Fortwandern der apikalen Bildungszellen. Der Zeitpunkt, in welchem das geschieht, ist nicht nur bei verschiedenen Arten, sondern auch bei den verschiedenen Nadeln eines und desselben Individuums, ja sogar für die verschiedenen Strahlen desselben Spiculums verschieden. Bei *Clathrina coriacea* fand Minchin nur selten noch Apikalzellen an allen 3 Strahlen, wenn dieselben etwa 20 μ in der Länge maßen. Ueber das weitere Schicksal dieser Zellen konnte Minchin nicht ganz ins klare kommen, doch hält er es für nicht unwahrscheinlich, daß sie ins Oberflächenepithel zurückkehren. Für dies weitere Wachsen des Spiculums haben nun die 3 allein zurückgebliebenen basalen Bildungszellen allein zu sorgen. Man sieht sie demgemäß sehr bald ihre zentrale Stellung verlassen und nach den Spitzen der Strahlen hinrücken (Fig. 115 l, m). Indessen erscheint dies weder für das Längen- noch für das Dickenwachstum erforderlich, vielmehr kann beides geschehen, auch wenn die Apikalzellen bereits fortgewandert sind und die Basalzellen dem Kreuzungspunkt des Dreistrahlers noch naheliegen. Es scheint, daß eine ganz dünne Schicht von Protoplasma in jedem solchen Falle den ganzen scheinbar freien Teil der Strahlen überzieht; doch ist dies wegen der starken Brechung des Lichtes seitens der Substanz des Spiculums schwer zu erkennen, um so mehr, als sich, wie schon erwähnt, die Zahl der Körnchen im Plasma der Bildungszellen immer mehr vermindert, bis schließlich gar keine mehr vorhanden sind; auch nimmt der Plasmakörper immer mehr an Größe ab, wodurch auch der Kern abgeplattet erscheint.

Auch bei der Bildung der Vierstrahler entsteht der 4. Strahl ganz unabhängig von den anderen und wird durch eine besondere Zelle erzeugt und nachträglich dem Dreistrahlersystem aufgesetzt. Während sich die Bildungszellen des letzteren vom dermalen Epithel herleiten, stammen jene des 4. Strahles vom

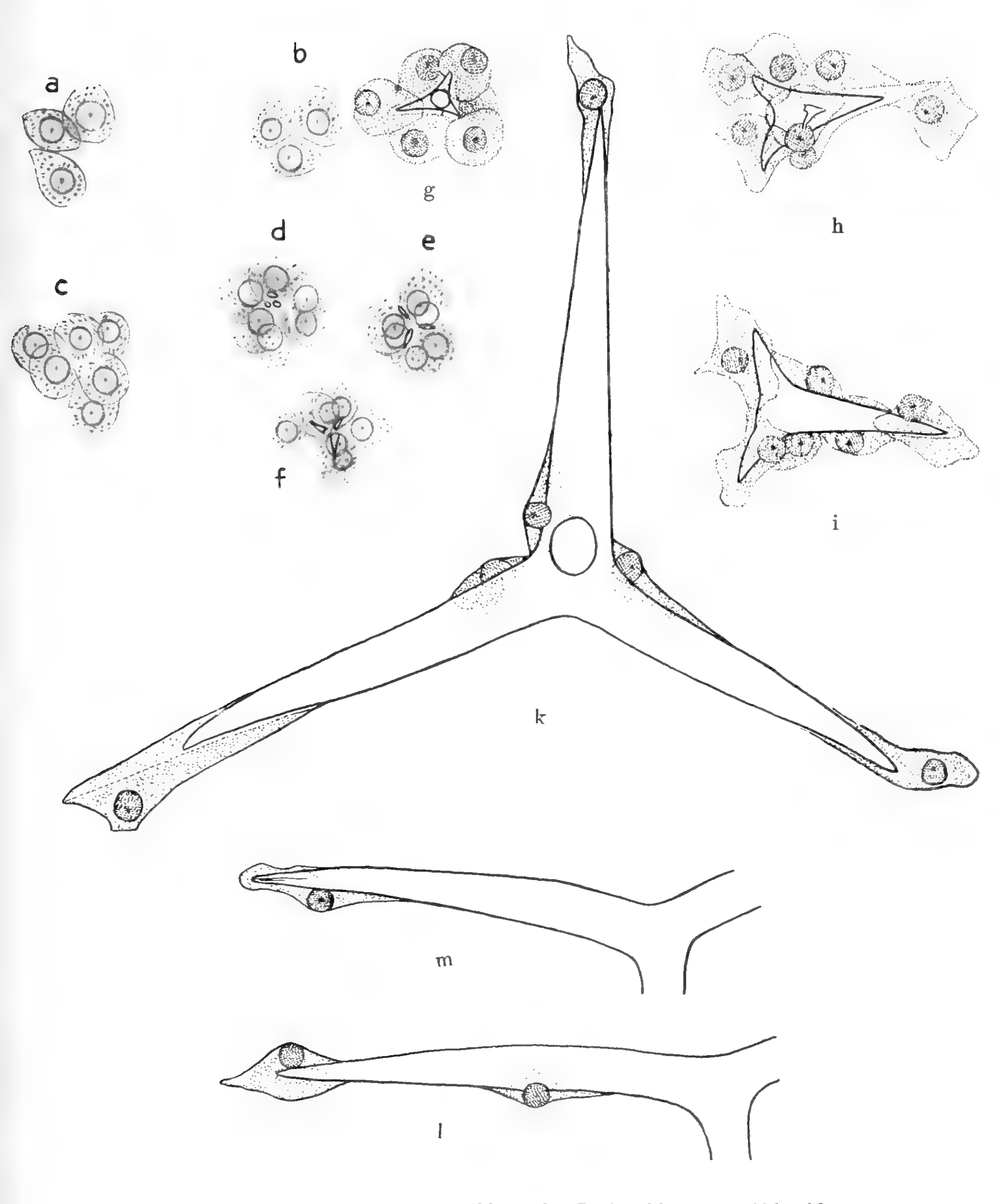


Fig. 115. a—e *Sykon coronata.* Bildung der Dreistrahler. a 3 Skleroblasten vor der Vereinigung zum „Trio". b Dieselben nach der Vereinigung. c Durch Teilung sind 6 Zellen entstanden, von denen je zwei einen Strahl bilden. d—f Das erste Auftreten der 3 Strahlen vor ihrer Vereinigung zum jungen Dreistrahler. (Nach WOODLAND.)

g—i *Leucosolenia complicata.* Entwicklung der Dreistrahler. Weitere Stadien nach der Vereinigung der ersten Anlagen der 3 Strahlen (junge wachsende Dreistrahler mit ihren 6 Bildungszellen). k fast fertiger Dreistrahler. l und m Dreistrahler von *Leucosolenia variabilis.* Bei k noch beide Bildungszellen am zugehörigen Strahl, bei m nur mehr die basale Zelle als „Verdicker" an der Spitze. (Nach MINCHIN.)

Entoderm und zwar von den sogenannten Porocyten ab (gastrale Actinoblasten), Zellen, welche die Entstehung der Poren vermitteln.

Fig. 116 a zeigt einen jungen Dreistrahler von *Clathrina cerebrum*, darüber lagert eine grob granulierte Zelle, die noch im unmittelbaren Zusammenhang mit einer Porenzelle steht und durch ihre ganze Struktur sich als ein Abkömmling derselben erweist. In einem späteren Stadium (Fig. 116 b) sieht man innerhalb dieses

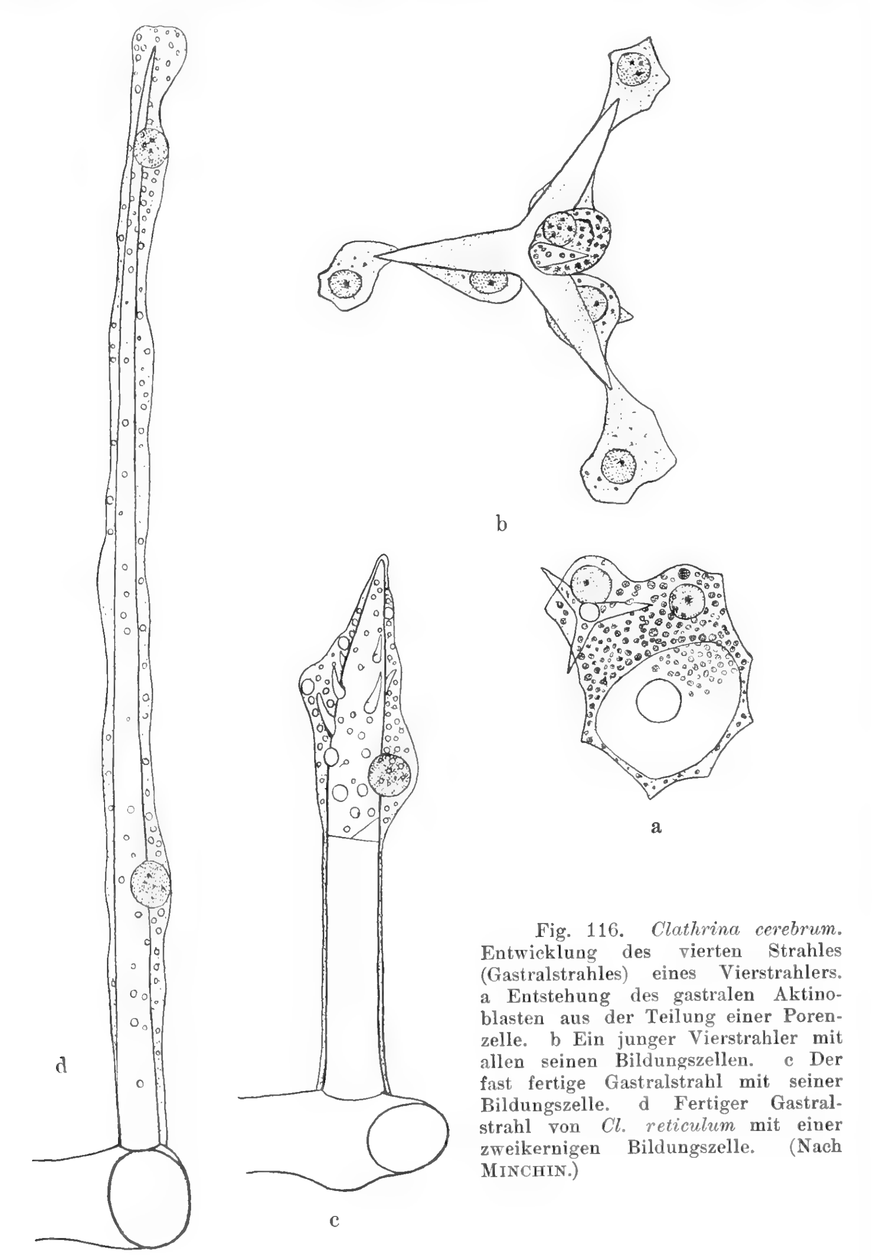


Fig. 116. *Clathrina cerebrum.* Entwicklung des vierten Strahles (Gastralstrahles) eines Vierstrahlers. a Entstehung des gastralen Aktinoblasten aus der Teilung einer Porenzelle. b Ein junger Vierstrahler mit allen seinen Bildungszellen. c Der fast fertige Gastralstrahl mit seiner Bildungszelle. d Fertiger Gastralstrahl von *Cl. reticulum* mit einer zweikernigen Bildungszelle. (Nach Minchin.)

gastralen Actinoblasten die erste Anlage des 4. Strahles genau in der Mitte des Dreistrahlers. Oft läßt sich an noch nicht voll entwickelten Vierstrahlern der 4. Strahl durch seine Dünne und Schlankheit noch unmittelbar als etwas neu Hinzugekommenes erkennen. An der fortwachsenden Spitze des 4. Strahles (Apikalstrahles) von *Cl. cerebrum* sah MINCHIN Granula (Chromatin?) liegen, die sich wie der Kern mit Pikrokarmin färbten, so daß es den Anschein gewinnt, als ob gerade diese Elemente bei dem Skelettbildungsprozeß direkt beteiligt wären. Für die Bedeutung des Kernes bei der Bildung der Spicula spricht auch der Umstand, daß bei *Cl. reticulum* die Bildungszellen des 4. Strahles, wenn derselbe kurz bleibt, einkernig sind, während sie 2 Kerne zeigen, wenn, wie es hier oft der Fall ist, dieser Strahl sehr in die Länge wächst (Fig. 116d). Auch wenn, wie es vorkommt, 4 Kerne durch Teilung des ursprünglichen entstehen, bleibt der gastrale Actinoblast immer ungeteilt und umhüllt wie ein Plasmodium namentlich das fortwachsende Ende des betreffenden Strahles. Immer findet sich der Kern, wenn er vereinzelt bleibt, in der nächsten Nähe der Stelle des stärksten Wachstums der Nadel. Eine solche Beziehung des Kernes zur Bildung von Skelettelementen fanden wir ja auch schon bei gewissen monothalamen Süßwasserrhizopoden, bei welchen die zum Gehäusebau dienenden Plättchen immer in der Nähe des Kernes entstehen und von hier aus weiterbefördert werden.

Unter allen Umständen hat man nach den Untersuchungen von MINCHIN (und MAAS) die Spongiennadeln als Sekretionsprodukte dermaler Zellen aufzufassen, deren Form nicht durch umgebende Vakuolen oder Schaumbläschen bedingt wird, vielmehr entstehen sie selbst im Innern der Bildungszelle als kleinste Tröpfchen einer gelatinösen organischen Substanz. Unter keinen Umständen kann davon die Rede sein, die Gesetze der Blasenspannung im Sinne DREYERS als formbildendes Moment heranzuziehen. Die lebendige Zelle bedingt von Anfang an die Gestalt und das weitere Wachstum des von ihr erzeugten „geformten Sekretes", gemäß ihren besonderen spezifischen Eigentümlichkeiten und unabhängig von jeder direkt wahrnehmbaren Struktur. Während nach der Auffassung von DREYER die Dreistrahler aus den Vierstrahlern durch Unterdrückung eines Strahles entstehen sollten, verhält es sich in Wirklichkeit gerade umgekehrt und entstehen die Vierstrahler erst sekundär durch Anlagerung eines in einer besonderen Zelle gebildeten monaxonen Spiculums an den schon fertigen Dreistrahler, der seinerseits aber auch wieder erst durch Zusammensetzung aus 3 Einstrahlern entsteht, deren jeder von zwei besonderen Zellen gebildet wird. In jeder Phase der so überaus komplizierten Bildungsgeschichte der Kalkschwammnadeln sehen wir demnach als eigentliche Ursache die Tätigkeit lebendiger Zellen durchaus entsprechend dem ja auch noch völlig rätselhaften Sekretionsvorgange in irgendwelcher Drüsenzelle.

Höchst bemerkenswert scheint mir die auffallende Aehnlichkeit zu sein, welche nach den Untersuchungen von MINCHIN und WOODLAND die Entstehungsweise und das Wachsen der kalkigen Spongiennadeln mit der Entwicklung der Radialstacheln bei gewissen Radiolarien zeigt, wie sie durch die neuen Arbeiten von HÄCKER wahrscheinlich geworden sind. In beiden Fällen scheint der Ausgangspunkt der Entwicklung ein Tröpfchen (eine Vakuole) aus organischer wahrscheinlich gelatinöser Substanz zu sein, welches sich sehr bald mit einer dünnen ebenfalls organischen Scheide umgibt, die ihrerseits

wie eine junge Pflanzenzellmembran zu wachsen und daher auch bestimmte Formen anzunehmen vermag. Die Grundlage der Skelettelemente scheint also in beiden Fällen eine organische zu sein; die Verkieselung sowohl wie die Verkalkung beginnt erst in einem späteren Stadium. Dafür liefert auch die schon früher erwähnte Tatsache, daß das optische Verhalten der Kalkspicula im Verlaufe ihrer Entwicklung ganz wesentliche Veränderungen erleidet, einen schönen Beweis. Es war schon ausführlich davon die Rede, daß alle Kalknadeln der Spongien, wie immer sie auch geformt sein mögen, sich optisch wie einheitliche Kristallindividuen verhalten. Nun ist es offenbar eine große Schwierigkeit, diese Tatsache mit der anderen, durch Minchin und Woodland festgestellten Erfahrung in Uebereinstimmung zu bringen, daß bei der Bildung eines Spiculums oft mehrere Bildungszellen (Actinoblasten) beteiligt sind. „Denn wie soll man sich vorstellen, daß Gebilde, die aus getrennten Stücken sich erst nachträglich zusammensetzen, wie die Drei- und Vierstrahler, sich nachher wie einheitliche Kristallindividuen verhalten?“ (Maas.) Minchin hat nun bei Asconen das interessante Faktum festgestellt, daß die 3 später verwachsenden Einzelstrahlen eines Dreistrahlers vor ihrer Vereinigung noch nicht kristallinisch sind und daher zwischen gekreuzten Nicols dunkel bleiben. Der Kristallisationsprozeß scheint von der Kalkablagerung auszugehen, die die Strahlen im Zentrum verbindet und es sind erst die sich später auflagernden Kalkschichten, die sich im polarisierten Lichte erhellen.

Maas faßte das Resultat seiner Untersuchungen in folgender Weise zusammen: „Es scheint daraus hervorzugehen, daß es sich bei der Bildung der Kalknadeln nicht um einen undeutbaren, zwischen organischem und anorganischem die Mitte haltenden Vorgang handelt, sondern daß man zwei zeitlich aufeinander folgende Prozesse auseinander halten muß. Der erste, eine rein organische celluläre Tätigkeit, deren Chemismus sich noch unserer Formulierung entzieht, der zweite, ein anorganischer, ein Kristallisationsprozeß, fast durchaus dem in der anorganischen Natur vor sich gehenden zu vergleichen; mit anderen Worten, es bildet sich ein organischer Kern, um den sich eine (allerdings viel mächtigere) anorganische Hülle lagert. Der erste Prozeß bestimmt die Form, der zweite den Inhalt der Gebilde.“ (Maas.)

Die neueren Befunde von Minchin und Woodland weisen aber mit Entschiedenheit darauf hin, daß eine so scharfe Trennung zwischen der cellular vermittelten Formanlage eines Spongienspiculums und dessen weiterer („anorganischer“) Ausgestaltung keineswegs besteht, indem bis zum Ende des Wachstums in die Länge wie in die Dicke die Bildungszellen an der Arbeit sind und durch Absonderung das nötige Baumaterial nicht nur ständig bereitstellen, sondern es auch am entsprechenden Orte und in entsprechender Menge auftragen. Dafür spricht wohl entscheidend der Umstand, daß die Actinoblasten dem Spiculum an den wachsenden Stellen äußerlich aufsitzen, wo sie nicht wohl etwas anderes bewirken können, als eine Apposition von anorganischer oder organischer Substanz. Die Ausscheidung des Kalkes aus dem zweifellos flüssigen Sekret wird dann allerdings, wenigstens in den späteren Stadien der Entwicklung, als ein Kristallisationsprozeß zu denken sein, wobei sich die Teilchen an die schon vorhandenen in gleicher Ordnung anlagern. Sicherlich ist aber die Kristallisation nicht der formbestimmende Faktor, wie neuerdings wieder Woodland

(159) anzunehmen scheint, indem er auf seit lange bekannte Erfahrungen hinweist, aus denen hervorgeht, daß „die Gestalt eines Kristalles nicht nur von seiner Substanz abhängig ist, sondern auch von dem Medium, in dem derselbe abgelagert wird. Durch Aenderung des Mediums lassen sich Kristallformen kontinuierlich in andere Gestalten überführen, und es ist von besonderem Interesse, daß kolloïdale Media in dieser Richtung den stärksten Einfluß ausüben und fast immer komplizierte Gestalten mit gekrümmten Oberflächen entstehen lassen.“ (Becher, 1a.) Woodland hat solche Formen als „Kristallomorphen“ bezeichnet. Obschon ich seinerzeit selbst sehr geneigt war, solchen Kristallisationsprozessen in kolloïdalen Medien eine große Bedeutung namentlich für die Bildung der Molluskenschalen zuzuschreiben, bin ich doch schließlich zu der Ueberzeugung gelangt, daß, von gewissen sphäritischen Bildungen abgesehen, der Entstehungsmodus der mineralisierten Skelettelemente bei wirbellosen Tieren und speziell der Kalkspicula der Spongien und Echinodermen in einer so unmittelbaren Abhängigkeit von den lebendigen Bildungszellen steht, daß gar nicht daran gedacht werden kann, solche Gebilde als gewissermaßen zufällige „Kristallomorphen“ anzusehen. „Es handelt sich hier, wie Becher sehr richtig bemerkt, um historisch gewordene Gebilde, deren Geschichte sicher nicht lediglich in der Wandlung der kolloïdalen Natur ihrer Bildungszellen gegeben ist .... die Spicula sind keine im Organismus sozusagen als Fremdkörper entstehende Gebilde, sondern stehen zu seinem Gesamthaushalt in einem ähnlichen Verhältnis, wie Knochen, Zähne, Hörner und andere Hartgebilde. Die komplizierteren Spicula lassen sich sicherlich mit solchen ganz heterogenen Hartgebilden ihrer oekologischen Bedeutung nach eher vergleichen als etwa mit den auskristallisierenden Produkten einer exkretorisch tätigen Wanderzelle.“

Wenn man die außerordentlich regelmäßige Anordnung der Drei- und Vierstrahler im entwickelten Schwammkörper berücksichtigt, so erscheint es höchst auffallend, daß in der Larve und im jungen noch kugeligen Schwämmchen alle die verschieden gestalteten Nadeln noch ganz wirr und unregelmäßig durcheinander liegen (vergl. Fig. 113e uud Fig. 117a und c). „Sie beginnen ihre definitive Anordnung erst dann einzunehmen, wenn sich das Schwämmchen in die Länge streckt, d. h. in die Höhe richtet und auch das Osculum gebildet wird. Die Masse der kleinen dünnen Einstrahler wird dadurch gewissermaßen in zwei Teile auseinandergezogen; der eine Teil bleibt basal stehen und bildet hier schräg herausragende Schutznadeln, spitzwinklig stehende Haftnadeln und einen sogenannten Wurzelschopf (Fig. 117c). Der andere Teil rückt nach dem Osculum zu und bildet hier eine doppelte Krause, indem die einen Nadeln mehr schräg abstehen, nach Art eines Stuartkragens, die anderen mehr senkrecht in die Höhe gerichtet sind. Zwischen den letzteren stehen genau senkrecht in beschränkter Zahl die besonders starken Einstrahler, die wie Strebepfeiler weit über das Osculum empor und weit in den Schwamm hinunter ragen. Je mehr sich das Schwämmchen in die Höhe richtet, desto weniger kleine Einstrahler bleiben im Schlauchteil übrig. Hier liegen alsdann nur Dreistrahler (deren Strahlen in gleichen Winkeln von 120° zusammenkommen), zunächst noch in wirrer Lage, dann aber bald so orientiert, daß ein Strahl parallel der Längsachse des Schwammes steht. Dieser

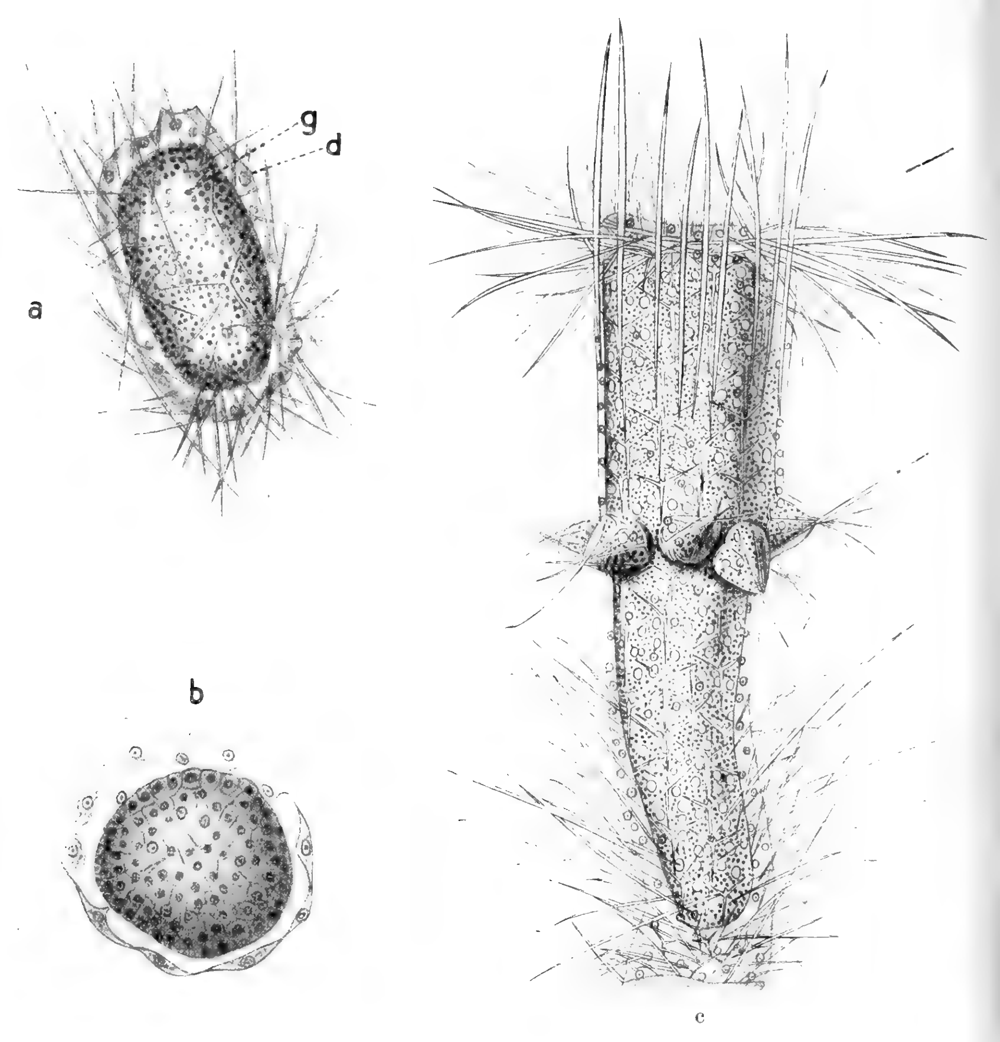


Fig. 117. a *Sycandra setosa*. Junges Schwämmchen nach dem ersten Tage mit zahlreichen Nadeln. *d* Dermalzellen, *g* Gastralzellen. b Ein in karbonatfreiem Seewasser gezogenes Exemplar in gleichem Alter. c *Sycandra raphanus*. Fertiges junges Schwämmchen, um die Nadelanordnung zu zeigen. (Nach Maas.)

Strahl, der Basalstrahl, gewinnt auch bedeutend an Länge gegenüber den beiden anderen, den Apikalstrahlen. Die Fläche, in der diese 3 Strahlen liegen, ist keine Ebene, sondern entspricht der Krümmung der Röhrenwandung, die mit dem Wachstum sich natürlich verringert. Der vierte Strahl kommt genau senkrecht darauf zu stehen." (Maas.) „Die Anordnung dieser Drei- resp. Vierstrahler ist nachher eine sehr regelmäßige. Sie stehen in Spiralen um den Stamm, d. h. Schlauch herum und zwar so, daß die 3 Strahlen eines jeden Spiralkranzes immer senkrecht unter den entsprechenden des vorausgehenden, also die Basalstrahlen in einer Linie liegen, und

ferner so, daß die Richtung der Apikalstrahlen die Spiraldrehung angibt, so daß innerhalb ein und derselben Spirale die entsprechenden Apikalstrahlen zweier aufeinander folgenden Nadeln in eine Linie fallen.“ (MAAS.)

Bei diesen Vorgängen ist es nun vor allem von Bedeutung, daß zwischen der definitiven Anordnung der Drei- und Vierstrahler und der Lage der Poren der Schwammwand in keinem Falle irgendeine Beziehung sich feststellen läßt, wie es nach den von F. E. SCHULZE seinerzeit entwickelten Vorstellungen zu erwarten gewesen wäre. „Es geht dies schon daraus hervor, daß diese Nadeln regelmäßig stehen und in verhältnismäßig kleiner Zahl vorhanden sind, die Poren aber (Fig. 117 c) ganz unregelmäßig verteilt und schon auf diesem jungen Stadium in Vielzahl da sind, so daß oft 7—8 in einen Apikalwinkel fallen können.“

γ) Hornschwämme (Keratospongia).

Während bei den bisher betrachteten Spongien die organische Substanz der Skelettelemente ganz in den Hintergrund tritt, beschränkt sich die Skelettbildung bei den Hornschwämmen ganz oder doch ganz vorwiegend auf die Produktion organischer Stützfasern, deren Bildung aber ganz ebenso durch besondere Zellen besorgt wird, wie jene der Kalk- oder Kieselnadeln.

Bei den eigentlichen Hornschwämmen besteht das Skelett aus einem Gerüst von oft stark verästelten Fäden, Fasern oder wohl auch platten- und kugelförmigen Gebilden, welche aus einer besonders gearteten organischen Substanz (Spongin) bestehen und häufig ein dichtes elastisches Netz oder Flechtwerk bilden, dessen Maschen bald sehr eng, bald von so großer Weite sind, daß sie mit bloßem Auge unterschieden werden können. (*Cacospongia.*) Bei *Aplysilla* kommen dagegen vereinzelte Sponginbäumchen vor, wogegen *Dendrilla* einen einzigen großen Sponginbaum darstellt. Bei *Darwinella* kommen, wie FRITZ MÜLLER (98a)) gezeigt hat, sehr merkwürdige isolierte Sponginspicula vor, die typisch nach dem triaxilen System gebaut erscheinen (vergl. oben Fig. 92 e, g). Sehr auffallend ist die Sponginbildung bei der Tiefseegattung *Cerelasma*, bei welcher HAECKEL ein innig verflochtenes System von breiten Sponginplatten beschrieb. In den meisten Fällen lassen sich bei den Faserskeletten (so auch bei *Euspongia officinalis*) radiäre senkrecht zur Oberfläche aufsteigende Hauptfasern von anderen dünneren unterscheiden, die sich zwischen jenen ausspannen. (Verbindungsfasern.) Die Ausbildung der ersteren hängt wohl hauptsächlich damit zusammen, daß die Spannungen, welchen der Schwammkörper ausgesetzt ist, denselben vorwiegend in longitudinaler Richtung in Anspruch nehmen. Nach bekannten Prinzipien der Festigkeitslehre erscheint es auch zweckmäßig, das festigende Hornfaserskelett möglichst nach der Peripherie hinzurücken. Man sieht daher in sehr vielen Fällen die Gewebemasse im Zentrum des „Trägers“ fehlen. Der Schwamm erlangt so neben der nötigen Biegungsfestigkeit auch eine möglichst große Oberfläche für den Eintritt der Nahrung (KELLER, 59). Es muß ausdrücklich betont werden, daß Sponginabscheidung keineswegs auf die Gruppe der Hornschwämme beschränkt ist, sondern auch bei Kieselschwämmen (mit Ausnahme der Hexactinelliden) in weiter Verbreitung vorkommt. „In der Ordnung der Monactinelliden treten bei den tiefer stehenden Familien die Sponginsekretionen sehr zurück und sind in der Regel, jedoch nicht ausnahmslos, auf einen spärlichen Sponginkitt beschränkt, welcher die monaxonen Kieselnadeln verbindet; bei den höher stehenden Familien (Chalinidae, Ectyonidae, Latrunculidae) kommt ein wohlentwickeltes

Hornfasernetz vor, dessen Fasern von denen der Hornschwämme sich lediglich dadurch unterscheiden, daß sie monaxone Kieselnadeln einschließen, welche nicht fremder Herkunft sind, sondern vom Schwamm selbst erzeugt werden. Vereinzelt treten Sponginbildungen bereits bei den Tetractinelliden auf (Kölliker, Icones, Bd. 1, p. 52, Fig. 6).

Wo das Spongin nur spärlich vorkommt und lediglich die Enden der Kieselnadeln zusammenhält (Kölliker, Icones, Bd. 1, Taf. 8, Fig. 6) ist es oft ganz homogen und strukturlos, doch ist zuweilen auch eine Schichtung deutlich ausgeprägt. Dagegen zeigen die eigentlichen Hornfasern meist eine sehr komplizierte Struktur.

O. Schmidt unterscheidet an einer ausgebildeten Hornfaser eine äußere weiche und dehnbare Rinde, eine darauffolgende aus vielen konzentischen festeren und stärker lichtbrechenden Lagen bestehende Hauptmasse und endlich eine zentrale Partie, die nur einen schmalen Strang bildet und wie die Rinde weich ist. Die Blätterlagen der Hauptmasse sollen eine deutliche Längsfaserung zeigen, besonders an gebogenen oder zerrissenen Stücken. Auch Kölliker (63, I) läßt die Fasern des Badeschwammes und der verwandten Hornschwämme aus konzentrisch sich umschließenden Bättern bestehen, die er jedoch für ganz homogen hält. Nach Hyatt befindet sich in der Achse der Fasern ein feiner Kanal, um welche die Sponginmasse in konzentrischen Lamellen aus feinen längsgerichteten und kontinuierlich von einer Faser in die andere fortlaufenden „Fibrillen“ zusammengesetzt sei. F. E. Schulze unterscheidet an den Hornfasern von *Euspongia* den Achsenstrang und die ziemlich dicke Rinde. Der erstere stellt einen in der Achse der Faser gelegenen Strang dar, der durch schwächeres Lichtbrechungsvermögen, weichere Konsistenz und Einlagerung feiner Körnchen sich gewöhnlich sehr deutlich von der stark lichtbrechenden und hyalinen Rinde abhebt. Im Gegensatz zu dem voluminösen Mark der *Aplysina*-Fasern steht der Achsenstrang der *Euspongia*-Faser so bedeutend an Volumen gegen die dicke Rinde zurück, daß er sich meist nur wie ein dünner heller Zentralfaden darstellt. Nach Keller (l. c.) fehlt den Fasern von *Psammaplysilla arabica* eine festere Rindenschicht gänzlich und die ausgeschiedene Spongiensubstanz besteht demnach hier nur aus Mark. Es spricht dies zugunsten der Schulzeschen Auffassung, daß ein scharfer Gegensatz zwischen Mark und Rinde nicht besteht. Wo eine Rinde deutlich entwickelt ist, da besteht sie aus röhrenförmigen Lagen der hyalinen, stark lichtbrechenden und meist gelblichen Sponginmasse, welche in konzentrischen, nur durch schmale Grenzspalten geschiedenen Schichten den Achsenfaden umscheiden. Die Dicke der von innen nach außen aufeinander folgenden Lamellen wechselt zwar ganz regellos, bleibt aber in derselben Lamelle auf großen Entfernungen hin dieselbe. Schulze hält die Lamellen für strukturlos. Im Anschluß an seine ausgedehnten Untersuchungen über die Verbreitung wabiger Strukturen bei organischen Substanzen hat Bütschli auch die Fasern der Hornschwämme berücksichtigt, da es ihm „wahrscheinlich schien, daß die konzentrischen geschichteten Hornfasern eine den Cellulosegebilden entsprechende Struktur besitzen“. Am besten geeignet erwiesen sich die Fasern von *Hircinia*, bei welchen die geschichtete Rinde eine stark entwickelte Marksubstanz umschließt. Vielfach tritt bei Flächenbetrachtung derselben eine deutliche schief gekreuzte Streifung hervor (Fig. 118a), ähnlich wie bei Bastfasern. Diese Streifung läßt sich durch die ganze Dicke der Fasern verfolgen, kehrt also in allen Schichten wieder. Nach Bütschli beruht dieselbe auf der besonderen Anordnung von Waben, welche bisweilen schon ohne jede Vorbehandlung sichtbar sein sollen, besonders deutlich aber dann hervortreten, wenn sie mit Luft erfüllt sind. Um dies zu erreichen, behandelte Sukatschoff kleine Stückchen des Schwammgewebes mit künstlichem Magensaft, hierauf 2 Tage lang mit 5-proz. Kalilauge bei 40° C. Nach mehrmaligem Auswaschen wurden die Fasern durch Alkohol in Xylol übergeführt und schließlich auf dem Objektträger unter der Luftpumpe ausgetrocknet. Sie erscheinen dann kreideweiß und zeigen, in geschmolzenem Kanadabalsam untersucht, an manchen Stellen

sehr schön die gaserfüllte Struktur. „Häufig beobachtet man Stellen mit geringer Gaserfüllung, wo einzelne Wabenhohlräumchen gaserfüllt blieben und als Gasbläschen durch die strukturlose Umgebung ziehen (Fig. 118b). Diese Bläschen sind immer in zwei Richtungen, entsprechend den geschilderten schiefen Kreuzstreifen, angeordnet.“ Besonders überzeugende Resultate hat SUKATSCHOFF durch Mazeration der Hornfasern mit Eau de Javelle erhalten. Die ganze Faser zerfällt dann leicht in einzelne Blättchen und Fragmente (Fig. 118c), die meist nur aus einer Schicht von Waben bestehen. Eine isolierte Partie einer Schicht hat das Aussehen eines Netzwerkes, dessen einzelnen Fäden schief gekreuzt sind und in deren Kreuzungspunkten kleine Knötchen liegen. „Isolierte Fribrillen wurden niemals angetroffen; wo solche scheinbar vorkommen, zeigt die genaue Untersuchung stets deutlich die gereihten Knotenpunkte und die Reste der von ihnen abgehenden Gerüstwände des Wabenwerkes.“ Auch auf Querschnitten sah SUKATSCHOFF „Waben in konzentrischen Reihen angeordnet mit einer Neigung zur radiären Anordnung einzelner Waben der benachbarten Reihen. Die helle Grenzlinie zwischen zwei benachbarten Lagen ist eine Schicht von etwas größeren Waben. In dem Zentrum, welches der Marksubstanz der Faser entspricht, sind die Waben unregelmäßig angeordnet“, so

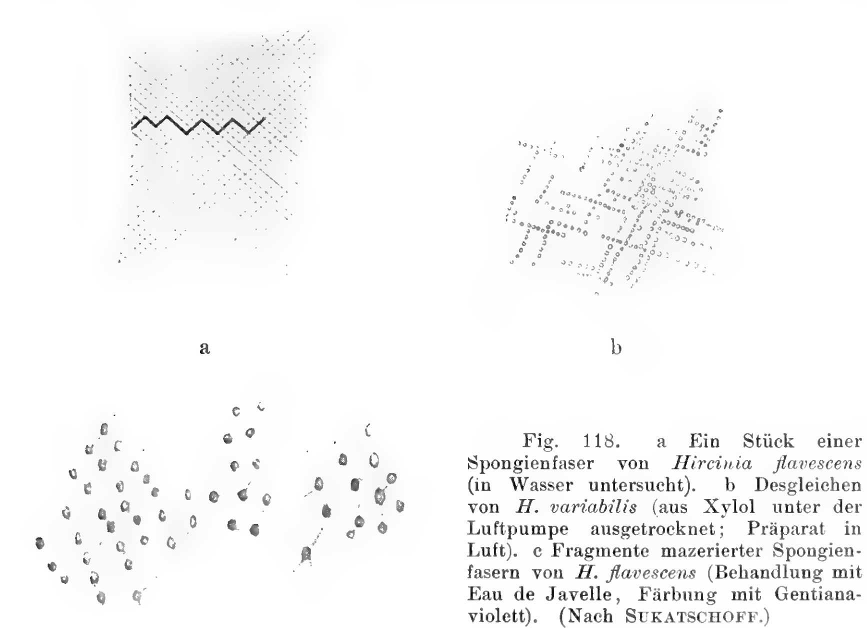


Fig. 118. a Ein Stück einer Spongienfaser von *Hircinia flavescens* (in Wasser untersucht). b Desgleichen von *H. variabilis* (aus Xylol unter der Luftpumpe ausgetrocknet; Präparat in Luft). c Fragmente mazerierter Spongienfasern von *H. flavescens* (Behandlung mit Eau de Javelle, Färbung mit Gentianaviolett). (Nach SUKATSCHOFF.)

daß im Sinne der Auffassung von F. E. SCHULTZE ein scharfer Gegensatz zwischen Rinde und Marksubstanz wohl nicht anzunehmen ist. Ich möchte nicht unerwähnt lassen, daß ich mich an *Hircinia*-Fasern mit Sicherheit überzeugt hab, daß die sich kreuzenden Streifensysteme nicht in einer Ebene liegen, sondern verschiedenen Schichten angehören (ganz wie bei gestreiften Pflanzenzellen), so daß ich Zweifel hege, ob im vorliegenden Falle wirklich eine Wabenstruktur besteht.

Es wurde schon früher darauf hingewiesen, daß bei sehr vielen einzelligen Tieren, insbesondere Foraminiferen, aber selbst gewissen Radiolarienformen von außen aufgenommene Fremdkörper bei der Bildung der Gehäuse (Schalen) und Skelette eine große Rolle

spielen und bisweilen, von einem organischen Kitt abgesehen, das einzige Material bilden. Es ist nun sehr bemerkenswert, daß auch bei manchen Hornschwämmen ganz regelmäßig Fremdkörper und zwar oft in großer Menge in den Aufbau des Spongingerüstes eingehen. So bestehen bei der Gattung *Spongelia* die durch Mazerieren leicht zu isolierenden, ebenso zierlichen wie zerbrechlichen Skelettgerüste zum größten Teil nicht aus Spongin, sondern aus fremden Körpern der verschiedensten Art. Doch sind alle diese Fremdkörper überzogen und miteinander verleimt durch dieselbe geschichtete Sponginmasse, aus welcher das Skelett des Badeschwammes besteht. Die als Hauptbaumaterial des Skelettes verwandten Fremdkörper lassen bei aller Verschiedenheit doch eine gewisse Uebereinstimmung in Material und Größe erkennen. Es sind stets Skeletteile von anderen Tieren aus SiO_3 und $CaCO_3$, am häufigsten Bruchstücke von Kieselnadeln anderer Spongien, seltener ganze Nandeln von Renieriden, Suberitiden, Desmacioniden etc. Hier und da findet man Kieselsternchen und Anker oder radiärfaserige Kieselkugeln der Geodiden. Weniger zahlreich finden sich Spicula von Kalkschwämmen. Reichliches Baumaterial liefern dagegen Echinodermen in Bruchstücken ihrer durchbrochenen Kalkplatten und Stacheln, in Rädchen und Ankern, zuweilen werden auch Foraminiferenschalen (Milioliden, Globigerinen, Textularien, Rotalien), seltener Skeletteile von Radiolarien, Würmern und Mollusken angetroffen. Zwischen diesen Resten organischer Bildung kommen auch zahlreiche Trümmer von Gesteinen, besonders Quarzfragmente vor, die meist innerhalb gewisser Dimensionsgrenzen bleiben. Der größte Durchmesser aller dieser Fremdkörper bleibt fast immer unter 0,1 mm. Eine derartige Beschränkung der zur Herstellung seines Skelettes von dem Schwamme verwandten Bruchstücke auf ein bestimmtes Material und eine gewisse Größe ist schon von Bowerbank und Carter bei anderen Sandspongien und dann von Haeckel bei den Physemarien beobachtet worden.

Der letztere zog aus dieser Beobachtung den Schluß auf das Vorhandensein einer entwickelten psychischen Tätigkeit dieser Tiere, indem er eine sorgfältige Auswahl unter den disponiblen Fremdkörpern durch die betreffenden Tiere annimmt. Wie F. E. Schulze richtig bemerkt, ist aber dieser Schluß auf eine vorausgehende Prüfung des Aufzunehmenden von seiten des Schwammes, also auf eine Art Urteil und kritisches Vermögen desselben, keineswegs gerechtfertigt. Es ist vielmehr wahrscheinlich, daß die Beschränkung auf Fremdkörper von gewisser Beschaffenheit und Größe einfach aus dem Zusammenwirken von zwei Faktoren hervorgeht, nämlich der Konsistenz, Klebrigkeit etc. der äußeren Oberfläche des Schwammes und den Strömungsverhältnissen des Wassers und der Beschaffenheit der durch die Strömungen dem Schwamm zugeführten festen Teile, „wie etwa an einer bestimmten Uferregion eines Stromes oder Meeres oft nur Körper einer bestimmten Art und einer gewissen Größe liegen bleiben und sich im Laufe der Jahre zu ganzen Gebirgsformationen ansammeln können, ohne daß man doch deshalb von einer Auswahl reden dürfte.“ (F. E. Schulze.) Die Anordnung der Fremdkörper in dem Fasernetz ist zwar außerordentlich unregelmäßig, doch läßt sich darin eine gewisse Uebereinstimmung finden, daß erstens alle Teile möglichst axial im Innern der Fasern liegen und daß

zweitens die langgestreckten Körper mit ihrer großen Achse annähernd in der Längsrichtung der Fasern orientiert sind. Die geschichtete organische Grundsubstanz (Spongin) deckt und überzieht zwar alle fremden Teile, während sie aber an den vorragenden Enden und Spitzen nur einen äußerst dünnen Ueberzug darstellt, füllt sie die Lücken und Vertiefungen reichlich aus, so daß dadurch die Oberfläche der Stränge einigermaßen geebnet und geglättet wird.

Bezüglich der chemischen Eigenschaften des Spongins darf auf die Darstellung verwiesen werden, welche v. FÜRTH in seiner vergleichend-chemischen Physiologie gegeben hat (p. 441 bis 448).

Was nun die Bildungsgeschichte der Sponginfasern betrifft, so glaubte O. SCHMIDT, daß die ganze Fasermasse aus der Sarkode durch Erhärtung derselben hervorgehe, während KÖLLIKER sie als Ausscheidung aus dem zellenhaltigen Schwammparenchym betrachtete. Er stellte sie demnach den Intercellular- oder Cuticularbildungen an die Seite. Die Richtigkeit dieser Auffassung wurde besonders von F. E. SCHULZE erwiesen. „Die Hornfaser ist eine cuticulare



Fig. 119. a *Euspongia officinalis.* Sponginfaser mit Spongoblasten (nach F. E. SCHULZE). b *Dendrilla roseа.* Längsschnitt durch die Spitze einer Faser. *Sp* Spongoblasten, *Sp*[1] Spongoblastenkappe, *H* Spongin. (Nach LENDENFELD.)

Ausscheidung eigentümlich modifizierter Bindesubstanzzellen, der Spongoblasten.“ Zunächst ist zu erinnern, daß das gesamte Sponginskelett auf die dem Mesoderm der höheren Tiere entsprechende Bindesubstanzschicht beschränkt ist. In der Regel bemerkt man in der nächsten Umgebung der Fasern keinen Unterschied gegen die weiter abgelegenen Weichkörperpartien in der Bildung des Bindegewebes; in manchen Fällen aber findet man einzelne Fasern scheidenartig umhüllt von einer Lage eigentümlich modifizierter Zellen, die in Gestalt und Anordnung am meisten an die Osteoblasten der Wirbeltiere erinnern (Fig. 119a) und die auch eine ähnliche Funktion haben wie jene Bildungszellen des Knochens. Diese sind es, welche SCHULZE als Spongoblasten bezeichnete. Sie finden sich in der Regel nur an solchen Teilen des Skelettes, die sich durch die Dünne der Fasern als in Neubildung begriffen darstellen, bisweilen aber auch an mittelstarken Fasern, die dann in der Regel durch ein auffallend geringes Lichtbrechungsvermögen der

Rindenschicht noch als im Wachstum begriffen oder soeben fertiggestellt erkannt werden können.

Die Spongoblasten sind zylindrisch oder biskuitförmig gestaltete kernhaltige Zellen, welche in ihrem der Faserachse zugewendeten quer abgestutzten Ende die Faseroberfläche direkt berühren, mit dem anderen abgerundeten Ende aber mehr oder minder weit in die umgebende Bindegewebsgrundsubstanz hineinragen. In ihrer Gesamtheit bilden sie eine den Fasern unmittelbar anliegende kontinuierliche Scheide oder Hülle und machen den Eindruck eines einschichtigen Zylinderepithels. An ganz feinen, zweifellos in kräftigem Wachstum befindlichen Fasern erscheinen die Spongoblasten langgestreckt-birnförmig. Ihre die Faseroberfläche berührenden Enden sind feinkörnig und etwas längsstreifig. Die kolbig angeschwollenen distalen Enden bestehen aus einem von stark lichtbrechenden Granulis durchsetzten Plasma und enthalten den Kern. Im Gegensatze hierzu erscheinen die Spongoblasten in der Umgebung dickerer Fasern weniger langgestreckt, annähernd kugelig und ohne Differenzierung eines helleren proximalen und eines dunkelkörnigen distalen Teiles. Was jedoch bei ihnen am meisten in die Augen fällt, ist der Umstand, daß sie weiter auseinanderliegen und durch eine Substanz seitlich voneinander getrennt erscheinen, die durchaus mit der hyalinen Grundsubstanz des umgebenden Bindegewebes übereinstimmt. Auch findet sich außerdem noch zwischen den Zellkörpern und den hyalinen Grenzzonen eine sehr helle, schwach lichtbrechende (flüssige?) Masse, die wahrscheinlich nur beim Schrumpfen der Zellkörper die Stelle von deren Randpartien eingenommen hat. An der Spitze wachsender Sponginfasern liegen die Spongoblasten bisweilen haufenweise zusammen und haben dann eine polyedrische Gestalt. (*Aplysilla* nach R. Lendenfeld) (Fig. 119b).

Für die Bildung des Markes, welches bei den Aplysinidae und Aplysillidae sehr stark entwickelt ist (im Gegensatz zu den Spongidae und Hircinidae), nimmt v. Lendenfeld besondere Zellen (metamorphosierte Spongoblasten) an, welche „gleich den Osteoklasten der Wirbeltiere die harte Rinde der Skeletteile auflösen und in Marksubstanz verwandeln“ sollen. Er beschreibt, wie die markbildenden Zellen bei *Dendrilla*, wenn sie in der Nähe eines neuen Zweiges der Stammfaser kommen, die Wand desselben durchbrechen und so in den Zweig hereinwachsen; es ist dann also zwischen dem Mark der Hauptfaser und dem Zweige ein Zusammenhang hergestellt. Die Spongoblasten, welche in den Räumen zwischen den einzelnen Aesten der jungen Zweige liegen, sondern so viel Spongin ab, daß diese sich schließlich wieder zu einer breiten Masse verkitten, welche nun durch die fortwachsenden markbildenden Zellen durchbohrt wird.

Ich halte es für sehr fraglich, ob die Spongoblasten wirklich als Bindesubstanzzellen anzusprechen sind, und bin mehr geneigt, sie vom Oberflächenepithel herzuleiten, um so mehr als nach Bidder (2) und Minchin (94), denen sich auch Burck (7) anschließt, die Oberfläche der Schwämme oft „von einer Art Drüsenepithel“ gebildet wird. Der letztgenannte Autor fand bei *Euspongia offic.* var. *nitens* als äußerste Zellenlage typische mehr oder weniger dicht gelagerte flachenförmige Drüsenzellen (Fig. 120d), die in ihrem ganzen Habitus vollkommen den „Spongoblasten“ gleichen und offenbar die Bildung der Cuticula vermitteln. Eine solche überzieht nicht nur zum Teil die Oberfläche des Schwammes, sondern wird auch als Auskleidung von Hohlräumen gebildet, welche von Tieren, die in solchen Schwämmen leben (Anneliden, Decapoden), ins Innere gebohrt werden. Um solche Höhlungen gruppieren sich dann Drüsenzellen, die nach Form und Anordnung sich kaum von Spongoblasten unterscheiden (Fig. 120a, b). Auf Querschnitten fand Burck die noch nicht voll ausgebildeten Hornfasern „von einer dünnen plasmatischen Hülle dicht überzogen, von der radiär die langgestreckten Spongoblasten entspringen, die an ihrem kernführenden, etwas verdickten Teil reichlich Ausläufer entwickeln. Auf

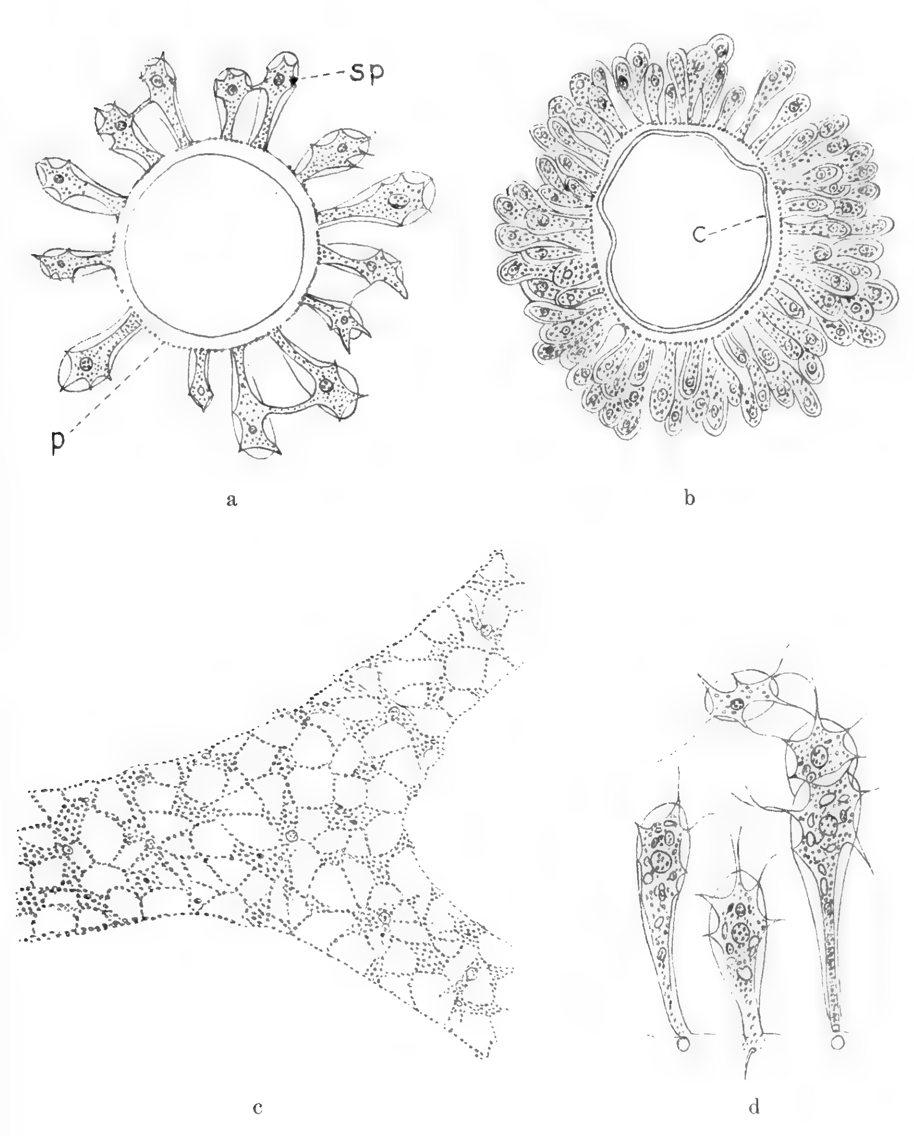


Fig. 120. *Euspongia officinalis.* a Querschnitt durch eine in Bildung begriffene Sponginfaser mit Spongioblasten (*sp*) und dem Plasmanetz (*p*) um die Faser. b Querschnitt durch eine Annelidenhöhle mit abgelöster Cuticula (*c*) und dichtgedrängten Drüsenzellen für die Neubildung einer Cuticula. b Oberfläche einer Sponginfaser mit einem plasmatischen Netzwerk der verdickten Distalenden der Spongoblasten. d Drüsenzellen im Längsschnitt mit Sekrettropfen. (Nach BURCK.)

Längsschnitten dagegen erscheint diese plasmatische Hülle der Hornfasern als ein dünnes flaches Netzwerk, das von den verästelten und verdickten distalen Enden der Spongoblasten gebildet wird" (Fig. 120c).

Nach F. E. SCHULZE hätte man sich die Entstehung des Spongingerüstes folgendermaßen zu denken: „Nachdem aus unbekannten

Ursachen da, wo Skelettfasern entstehen sollen, gewöhnliche Bindegewebszellen (? B) sich unter Umgestaltung und Vergrößerung ihres Plasmakörpers zu einfach strang- oder netzförmigen Zügen angeordnet haben und dabei die ursprünglich zwischen ihnen befindliche hyaline Grundsubstanz größtenteils aufgelöst und verdrängt haben, wird zunächst in der Achse dieser auf dem Querschnitt mehrzelligen Züge oder Stränge eine Masse ausgeschieden, welche zusammen mit der daselbst etwa noch vorhandenen Grundsubstanz jenen lichten, schwach körnig getrübten Faden ausmacht, den wir als Achsenstrang in allen Sponginfasern finden. Auf diese Erstlingsproduktion der jungen, gleichsam noch unreifen Spongoblasten folgt nun nach ihrer vollständigen Ausbildung zu zylindrisch radiär gerichteten Zellen von ihrer proximalen Endfläche aus die schubweise Ablagerung der Sponginlagen auf jenen zuerst gebildeten Achsenstrang in Form der konzentrisch sich umschließenden Lamellen von verschiedener Dicke. Ist auf diese Weise die Sponginfaser fertig gebildet, so tritt nach Schulze eine Rückbildung der Spongoblasten zu gewöhnlichen Bindegewebszellen ein. Das Spitzenwachstum der Hauptfasern scheint durch eine Kappe von unregelmäßig gestalteten Zellen vermittelt zu werden (Fig. 119 b). Daß gerade die Hauptfasern häufig Fremdkörper in ihre Achsenregion aufnehmen, wird begreiflich, wenn man bedenkt, daß jedes Zuwachs-Ende der ersteren bis in die Spitze je eines der vorspringenden Conuli hinaufragt, wo natürlich Sandkörnchen und andere Fremdkörper am leichtesten haften bleiben, und das um so eher, als sich ja gerade hier ein im Wachsen begriffenes und daher besonders weiches, vielleicht sogar etwas klebriges Gewebe befindet.

Ganz wesentlich verschieden und sehr merkwürdig gestaltet sich die Bildung der Sponginfasern von *Reniera*. Nach Loisel (72) wird hier Spongin intracellular ausgeschieden und zwar wie die Kieselsäure oder der Kalk bei anderen Schwämmen in Form je eines kleinen stark lichtbrechenden Körnchens. In der gallertigen, von amöboïd beweglichen Sternzellen durchsetzten Grundsubstanz von *Reniera* finden sich neben Kieselspiculis (*Reniera* ist ein Kiesel- und kein echter Hornschwamm) sehr verschieden dicke, stark lichtbrechende Fasern aus einer sponginähnlichen Substanz, bei deren Entstehung gewisse Zellen die Hauptrolle spielen, welche zerstreut zwischen den Sternzellen vorkommen. Ihr Plasmakörper ist dicht durchsetzt von zahlreichen kleinen farblosen Körnchen. Vielfach gruppieren sie sich zu unregelmäßigen Haufen oder langen perlschnurförmigen Reihen (Fig. 121). Bringt man die Granula durch Alkohol zur Lösung, so tritt im Inneren jeder solchen Zelle ein kurzes Stäbchen deutlich hervor. Mit der zunehmenden Streckung der reihenweise angeordneten Zellen wachsen auch die Stäbchen in die Länge und bilden schließlich einen gegliederten Faden inmitten einer Reihe sehr gestreckter einkerniger Zellen. Schließlich wird der gebildete Achsenfaden durch Zerfall des Plasmamantels frei, die Kerne liegen dann noch zerstreut zwischen den isolierten Fasern in der Grundsubstanz.

Es muß auffallen, daß bei einer Tiergruppe, welche in bezug auf die Weichteile so einfache und übereinstimmende Verhältnisse darbietet, wie die Spongien, das stützende Skelett sowohl morphologisch wie chemisch so weitgehende Verschiedenheiten darbietet, und es liegt nahe, zu fragen, durch welche Umstände dies wohl bedingt sein mag. Man kann sich in der Tat kaum einen größeren Gegensatz denken, als den,

welcher zwischen den zerbrechlichen Skeletten der Kieselschwämme, etwa einer *Euplectella*, einerseits und den außerordentlich widerstandsfähigen elastischen Spongin-Gerüsten der Hornschwämme andererseits besteht. KELLER (l. c.) hat, wie mir scheint, mit Recht darauf hingewiesen, daß es sich hier im wesentlichen um Anpassungserscheinungen an die Lebensbedingungen in verschiedenen Tiefen handelt. „In mäßigen Tiefen, etwa von 50 Faden an aufwärts, entstehen größere Druckdifferenzen, wenn die Oberfläche von Wellen bewegt wird, möglicherweise auch stärkere horizontale Strömungen. Aber weitaus am stärksten ist die mechanische Beanspruchung in der littoralen Zone. Das zum Aufbau verwendete Skelettmaterial ist starken Zug- und Druckwirkungen ausgesetzt, und an die Tragfestigkeit werden sehr hohe Anforderungen gestellt, um bei den Druckdifferenzen und starken Wasserbewegungen ein Zerdrücken, Zerbrechen oder Zerreißen zu verhindern. Um sich hier zu behaupten muß das Skelett entweder ein äußerst festes Gefüge, wie bei den riffbildenden Korallen oder den höchsten Grad der Elastizität besitzen, wie bei den Hornschwämmen. Ueberblicken wir die verschiedenen Ordnungen hinsichtlich ihrer vertikalen Verbreitung, so kann die Tatsache nicht entgehen, daß die sponginbildenden Arten um so stärker in den Vordergrund treten, je mehr die Tiefe abnimmt. In der eigentlichen Tiefsee dominieren die Hexactineliden, die kein Spongin bilden. Ihnen schließen sich die Tetractinelliden an, die ihre größte Verbreitungszone in Tiefen zwischen 50 bis 200 Faden besitzen. Bei den Choristiden, die zwischen 0 und 50 Faden vorkommen, begegnet man zum ersten Male spärlichen Sponginbildungen. In seichterem Wasser und im littoralen Gebiet werden aber die Monactinelliden und die Hornschwämme ganz überwiegend und erreichen namentlich im Strandgebiet der warmen Meere eine außerordentliche Formenfülle und Individuenzahl.“ HAECKEL hat allerdings einige Tiefseekeratosen beschrieben, es sind dies aber kümmerliche Formen.

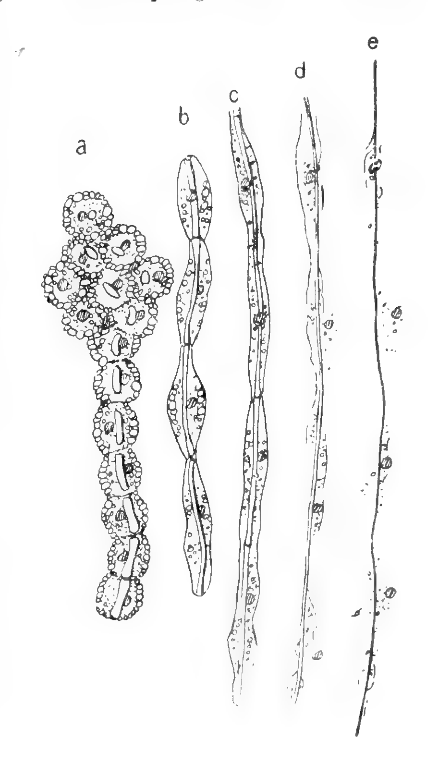


Fig. 121. *Reniera Ingalli.* 5 aufeinander folgende Stadien der Entwicklung der Sponginfasern. a Gruppe von Spongoblasten, die sich reihenförmig ordnen und oben rundliche Kügelchen ausgeschieden haben, die weiterhin zu Stäbchen auswachsen. b Diese letzteren sehr verlängert; die Zellen ebenfalls gestreckt. c und d Die Stäbchen verschmelzen zu einem Faden, während die Zellen allmählich degenerieren. e Endstadium. (Nach LOISEL.)

2. Echinodermen.

Es ist von größtem Interesse, mit der vorstehenden geschilderten, teils intra-, teils extracellularen Sekretion der Kalkspicula der Spon-

gien die zum Teil ganz analogen Vorgänge zu vergleichen, welche sich bei der Bildung der Skelettelemente der Echinodermen abspielen. In bezug auf den morphologischen Aufbau, wie hinsichtlich der physiologischen Leistungsfähigkeit stehen diese Skelette außerordentlich hoch, und Dreyer hielt gerade deshalb die Tatsache, daß er auch hier als Ausgangspunkt der Entwicklung vielfach Drei- resp. Vierstrahler auftreten sah, für um so bedeutungsvoller. Am besten untersucht ist die erste Entstehung der zierlichen Larvenskelette, bei der schon Selenka (127, 128) die intracelluläre Bildung der allerersten Anlagen feststellen konnte.

Betrachten wir zunächst das Blastulastadium eines abgefurchten Echiniden-Keimes, so finden wir an dem einen Pole einen kleinen scharf umrissenen Bezirk, in dem die Zellen dichtgedrängt liegen (Urdarmplatte) und von dem in der Folge die Bildung des Mesenchyms ausgeht. Dies geschieht durch Austritt einer gewissen Zahl von Zellen in das Blastocöl, die nun hier einen in die Körperhöhle hineinragenden Klumpen bilden (Fig. 122 a). Schon nach Verlauf einer Stunde nimmt die Oberflächenausdehnung des Mesenchymhaufens auf Kosten der Tiefenausdehnung zu. Die Zellen liegen nur noch an wenigen Orten und auch da nicht zu sehr vielen übereinander und lassen sich so mit genügender Genauigkeit zählen. Wie Peter (104) gezeigt hat, ist die Variationsbreite der Zahl der Mesenchymzellen eine außerordentlich große, indem bei einer und derselben Species oft nur einige (20), oft aber über 80 Zellen die Bildung einer und derselben typischen Skelettform besorgen können. Bei *Echinus* fand Driesch (24) zwischen 50 und 60, bei *Sphaerechinus* 25—30, bei *Strongylocentrotus* 50. Nach einer weiteren Stunde hat die Oberflächenausdehnung der Mesenchymzellen noch mehr zugenommen, und ihr Konnex erscheint im Zentrum gelockert. Es sind ferner an zwei gegenüberliegenden Seiten des Oberflächenbildes deutlich stärkere Ansammlungen der Zellen erkennbar, als in der dazu senkrechten Richtung (Fig. 122 b, c). Etwa $1^1/_2$ Stunde später ist dann die bilaterale Symmetrie des Mesenchyms und damit die des Gesamtkeimes deutlich ausgesprochen. Rechts und links von der dicken Urdarmplatte sieht man zwei Zellpakete von ungefährer Dreiecksform. „Die eine Ecke des Dreieckes ist nach dem animalen Pole hingekehrt, während die beiden anderen nach dem vegetativen gerichtet sind und mit den entsprechenden Punkten der gegenüberliegenden dreieckigen Zellgruppen durch zwei einreihige Zellenstränge in Verbindung stehen, welche die Urdarmanlage umfassen. Ein etwas weiter vorgerücktes Stadium stellt Fig. 122 d vor. Hier ist bereits ein langer Urdarm vorhanden, und rechts und links von ihm in der ursprünglich dreieckigen Zellenanhäufung je ein Dreistrahler gebildet worden. Die beiden Zellgruppen, welche die Dreistrahler abgeschieden haben, stehen nach wie vor durch zwei einreihige Zellstränge in Verbindung. Der eine von diesen hat die Aufgabe, die beiden analen Scheitelbalken abzusondern, während der andere Strang die beiden, über dem After gelegenen Verbindungsstränge der rechten und linken Skelettanlage zu bilden hat. Die Art und Weise der Kalkbildneranordnung zeichnet also bereits auf frühen Stadien den Grundriß des Skelettaufbaues vor. Die beiden Zentren, von denen zunächst in Form minimaler Dreistrahler die Skelettanlage ausgeht,

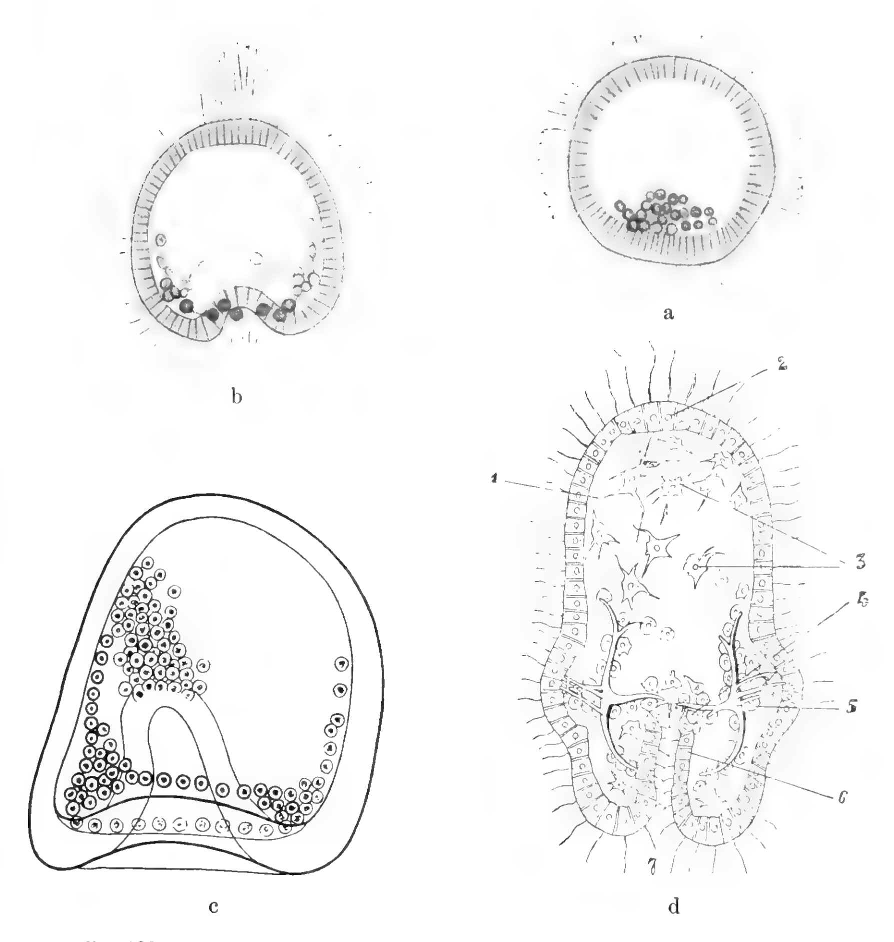


Fig. 122. *Echinus microtuberculatus.* Blastula mit Mesenchymzellen am vegetativen Pole. b Larve mit beginnender Urdarmeinstülpung. Die Kalknadelbildungszellen haben sich in Form von zwei Dreistrahlern am vegetativen Pol angeordnet. c *Echinus esculentus.* Pluteuslarve mit entsprechender Anordnung der skelettbildenden Zellen wie in b. (a und b nach HERBST, c nach WOODLAND.)

d *Echinocyamus pusillus* (Gastrula). 40 Stunden nach der Befruchtung. 1 Blastocoel, 2 Scheitelverdickung des Ektoderms, 3 Mesenchymzellen, 4 Bildung und Auswanderung derselben am Grunde des Urdarmes, 5 die ersten beiden Kalkspicula mit ihren Bildungszellen, 6 Urdarm, 7 Urmund. (Nach THÉEL.)

liegen im optischen Durchschnitt ganz an der Peripherie, weit vom Urdarm entfernt.“ (C. HERBST.)

Dürfen wir hieraus einen Schluß ziehen, so würde auch bei allen anderen Echinodermen anzunehmen sein, daß die Gestalt des primären Larvenskelettes durch eine nach bestimmten Gesetzen erfolgende Anordnung der skeletogenen Mesenchymzellen bedingt und weiterhin beherrscht wird. Wie bei Kalkschwämmen sich drei Zellen zur Bildung eines Dreistrahlers aneinander legen (aus welchen später durch Teilung 6 werden), so sehen wir im vorliegenden Falle dem gleichen Zwecke

eine sehr viel größere Zahl von Zellen dienen, und wie dort die Gruppierung durch eine aktive Fortbewegung derselben bedingt wird, so geschieht dies auch hier, nur in noch viel auffälligerer Weise.

Ehe wir nun auf die eigentlichen Ursachen dieser merkwürdigen Tatsache näher eingehen, erscheint es notwendig, das erste Auftreten des „geformten Sekretes“ im vorliegenden Falle genauer zu schildern.

Nach Beobachtungen von R. Semon (129, 130) erscheint bei Seeigellarven zuerst in einer Mesenchymzelle ein kleines, kaum noch sichtbares Kalkkörnchen (Fig. 123 a—d), welches zunächst noch keine bestimmt ausgesprochene Gestalt hat, sich aber allmählich vergrößert und dabei die Form eines kleinen Tetraëders annimmt. Das Wachstum desselben schreitet weiter fort, so daß es bald eine einseitige Auftreibung der Bildungszelle veranlaßt. Bei stärkerer Vergrößerung sieht man, daß der Kalkkörper ungemeine Aehnlichkeit mit einem echten Tetraëderkristall besitzt und sich von einem solchen nur dadurch unterscheidet, daß seine Flächen nicht ganz eben, sondern nach innen etwas eingebogen sind. Schließlich rückt das Gebilde aus der Mutterzelle heraus und liegt nunmehr intercellulär. Etwa gleichzeitig mit dieser Lageveränderung tritt auch eine Veränderung im Wachstumsmodus des Kalkkörpers ein. Er vergrößert sich nicht mehr gleichmäßig in den vier Richtungen des Tetraëders, sondern drei Ecken des letzteren wachsen zu Armen bzw. Nadeln aus, die sich zwischen die Mesenchymzellen einschieben. Das Wachstum in der Richtung der vierten Tetraëderecke unterbleibt dagegen. Der Tetraëder wird somit zum dreistrahligen Spiculum, in dessen Mitte noch eine Zeitlang das Tetraëder sichtbar bleibt. Im weiteren Verlauf der Entwicklung treten dann, wie dies auch schon Selenka (l. c.) schilderte, andere Mesenchymzellen (Calcoblasten, Actinoblasten) an den Dreistrahler heran, in deren Innerem nach Semon kleine rundliche Kalkkonkretionen auftreten, die später aufgebraucht werden. Man sieht, daß hier die schon vor dem ersten Auftreten eines Kalkkonkrementes vorhandene dreistrahlige Anordnung der Bildungszellen übersehen ist.

Auch Woodland (154), der in neuerer Zeit die Entwicklung des Kalkskelettes bei der Pluteus-Larve von *Echinus esculentus* studierte, findet, daß das Skelett seinen Ausgang von einem rundlichen Kalkkörnchen nimmt, welches jederseits in einer Zelle der beiden seitlichen Mesenchymhaufen der Larve entsteht (Fig. 123 g). Doch kommt es auch vor, daß in mehr als einer Zelle solche Konkretionen gebildet werden. Zu keiner Zeit läßt sich jedoch deren Weiterentwicklung zu tetraëdrischen Kristallindividuen im Sinne von Semon nachweisen, vielmehr bilden sich durch Auswachsen nach drei Seiten hin unmittelbar kleine Dreistrahler (Fig. 123 g, f), die dann der schon oben beschriebenen Anordnung der Skleroblasten (Mesenchymzellen) entsprechend sich vergrößern. Dabei ist noch zu bemerken, daß die Strahlen oft genau in der Richtung von Plasmaverbindungssträngen liegen, welche die einzelnen Zellen des Blastoporusringes miteinander verknüpfen (Fig. 123 e).

Die allmähliche Weiterentwicklung der beiden primitiven Dreistrahler zu dem typischen Pluteus-Skelett erfolgt nun in wesentlich übereinstimmender Weise bei Seeigeln und Seesternen, wie die beistehenden Figuren ohne weiteres erkennen lassen (Fig. 124). Wie man sofort bemerkt, ist in Uebereinstimmung mit der Gesamtform des Körpers auch das Skelett eines Pluteus von einem Seesterne schlanker als bei Echiniden. Es wird bei *Strongylocentrotus lividus* in Form spitzer dreistrahliger Nadeln angelegt, welche sich sehr bald in ganz gesetzmäßiger Weise verzweigen, wodurch der ursprüngliche Charakter der Dreistrahler mehr und mehr verwischt wird. Die an dem Pluteusskelett später unterscheidbaren oralen, analen und Mittelstäbe behalten diese Form bei, die Enden der Scheitelstäbe (*SSt*) dagegen verdicken sich, erhalten zahlreiche spitzige Zacken und Nadeln und endigen oft mit

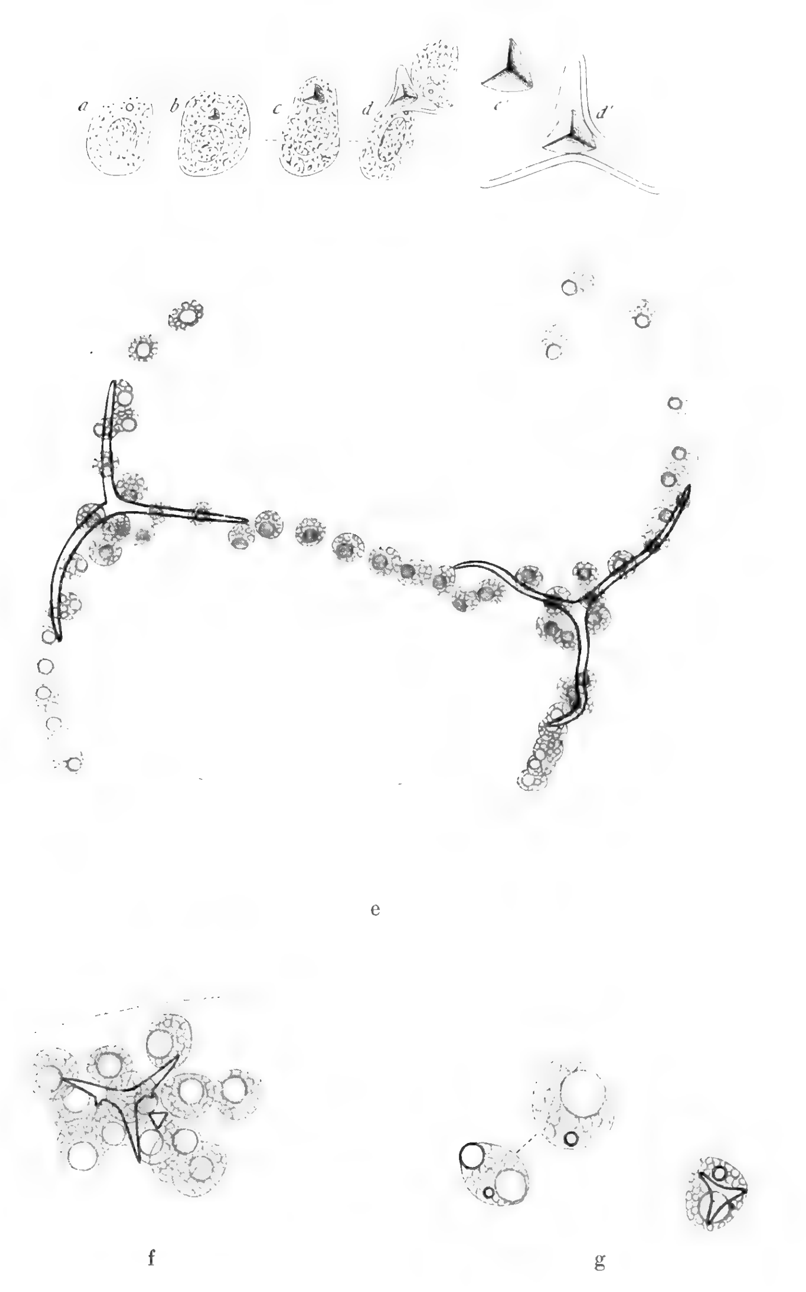


Fig. 123. a—d Entwicklung eines Skelettelementes bei einer Seeigellarve. a Urbildungszelle eines Spiculums mit erster Kalkkonkretion. b und c die letztere wächst zu einem Tetraëder heran. d Das Tetraëder zum Dreistrahler auswachsend, ist aus seiner Bildungszelle herausgetreten und liegt nun zwischen den benachbarten Mesenchymzellen. (Nach Semon.)

e—g Entwicklung der primären Kalkspicula beim Seeigel nach Woodland (vergl. dazu den Text).

einer solchen langen und spitzen Nadel oder aber mehr keulenförmig. Kurze spitze Dornen finden sich auch an den tiefer gelegenen Stellen des Scheitelstabes und an den Basen der übrigen Stäbe. Anders sind die Kalkstäbe bei *Arbacia pustulosa* beschaffen. In Form kurzer, dicker, stumpf endigender Dreistäbe angelegt, differenzieren sie sich bald zu der wiedergegebenen Gestalt, bei welcher die Enden der Scheitelstäbe verdickt erscheinen. Später lassen sich auch hier dieselben Bestandteile wie bei *Strongylocentrotus* unterscheiden. Die Analstäbe bilden aber ein zierliches, durch die Zeichnung nicht in allen Details wiederzugebendes Gitterwerk. Der Scheitelstab endet mit einem Kolben, der mit kurzen plumpen Stacheln besetzt ist. Die Scheitelstäbe liegen einander dicht an oder sie sind besonders bei älteren Larven miteinander verwachsen.

Am Schlusse der Metamorphose besteht das Skelett der Seesterne aus einzelnen, noch nicht zusammenhängenden durchlöcherten Kalkplatten (Fig. 106 A), und zwar den 11 Skelettanlagen des Rückens und den 2mal 5 Paaren von Wirbelstückanlagen.

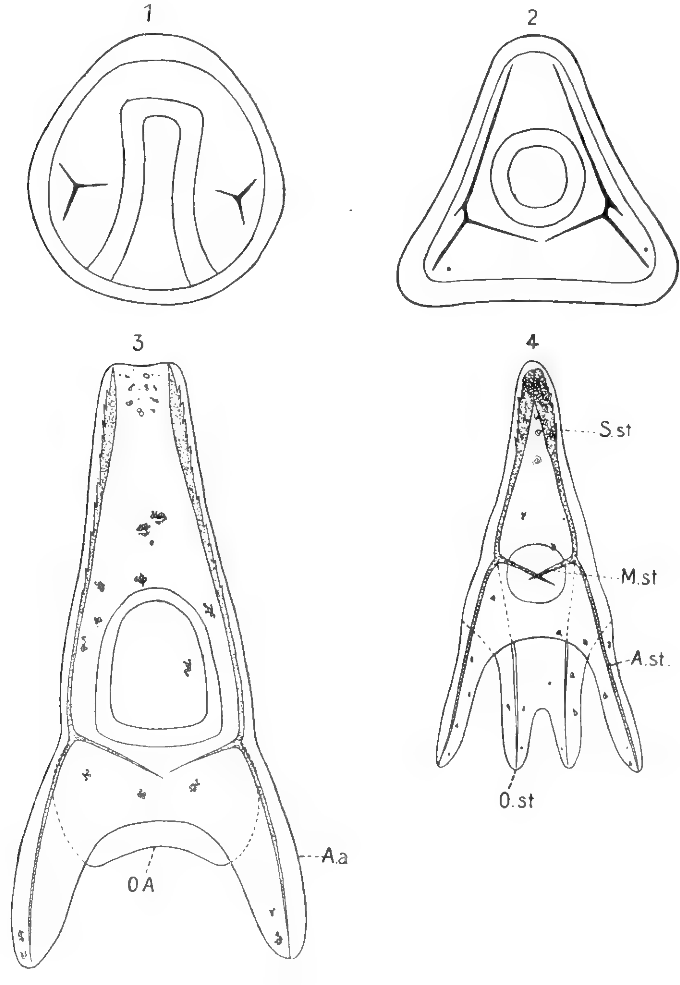


Fig. 124, 1—4.

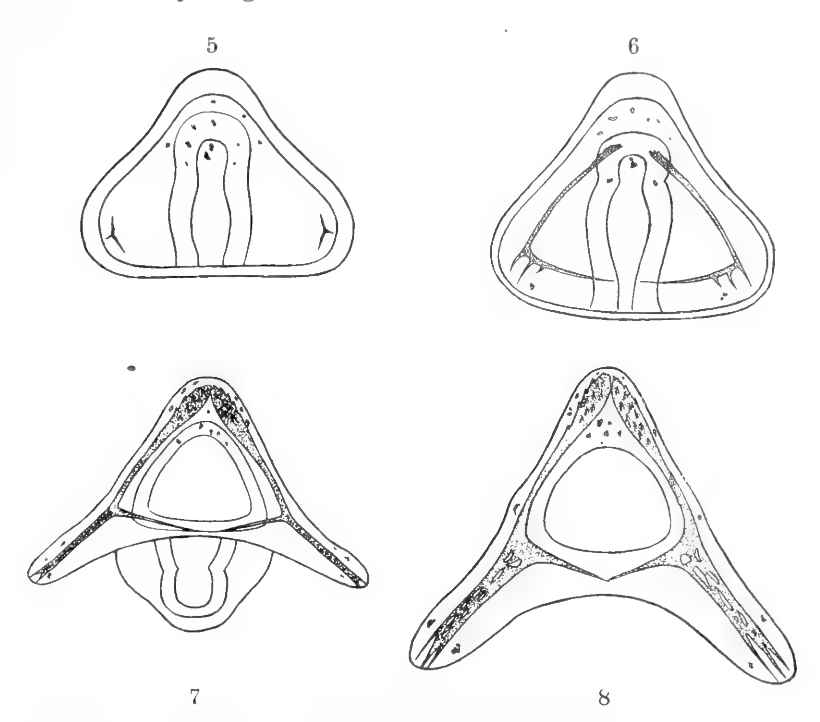


Fig. 124. 1—4 Larven von *Strongylocentrotus lividus*, 2, $2^1/_2$, 3 und 5 Tage alt. *OA* Oralarm, *A.a* Analarm, *A.st* Analstab, *O.st* Oralstab, *M.st* Mittelstab, *S.st* Scheitelstab. 5—8 Larven von *Arbacia pustulosa*, 3, 4, 6 und 8 Tage alt. (Nach A. Fischel.)

Die Entwicklung der plattenförmigen Gebilde, aus welchen das Skelett nicht nur der Asteroïden und Echiniden, sondern auch der Crinoiden und Ophiuriden sich aufbaut, läßt sich am bequemsten bei gewissen Formen der letzteren studieren (*Amphiura*), bei welchen besondere Bruttaschen vorhanden sind, in denen die Entwicklung von statten geht, ohne daß es zur Ausbildung typischer Larvenformen kommt. Nach Woodland (156) nimmt die Plattenbildung ihren Ausgangspunkt von intracellular entstehenden Dreistrahlern, die ihrerseits aus rundlichen Kalkkörperchen hervorgehen, welche einzeln in je einer Zelle gebildet werden (Fig. 125 b, c). Hat der junge Dreistrahler eine gewisse Größe erreicht, so teilt sich die Bildungszelle in zwei (Fig. 125 d), denen nun zunächst die weitere Ausgestaltung des Spiculums obliegt, die im wesentlichen in einer wiederholten Gabelung der drei Arme in einer und derselben Ebene besteht. Unter fortdauernder Teilung der Skleroblasten, deren Zahl daher sehr rasch zunimmt, entstehen schließlich durch Verschmelzung der Gabeläste jene rundlichen durchlöcherten Kalkplättchen (Fig. 125 e, f). Ausnahmsweise kommt es gar nicht zur Bildung eines Dreistrahlers, sondern das ursprüngliche runde Körnchen vergrößert sich und erhält an seiner Peripherie Fortsätze nach Art der Speichen eines Rades. In ganz analoger Weise erfolgt nach Woodland auch die Bildung der Kalkplatten bei *Ophiothrix fragilis* und *Echinus esculentus*.

Sehr bald nach Anlage der Platten beginnt sowohl bei Asteroïden wie Echiniden und Ophiuriden auch die erste Entstehung der Stacheln. Als allererste Anlage derselben findet man nach Ludwig (l. c.) wieder einen winzigen dreistrahligen Kalkkörper, der durch Teilung seiner drei Strahlen sehr bald sechsstrahlig wird. Alsdann bildet jeder Strahl des kleinen sechsstrahligen Sternes an

seinem freien Ende einen linken und einen rechten Fortsatz, mit welchen er seinen Nachbarn entgegenwächst. Im nächsten Stadium erreichen sich die Fortsätze (Fig. 125 A), verschmelzen miteinander und bilden so aus dem Stern ein sechsstrahliges Rädchen, die Basalplatte des künftigen Stachels. Dann erhebt sich aus dem Zentrum desselben ein kleiner dreispitziger Fortsatz, der in der Mitte der drei horizontal gestellten Spitzen eine vierte vertikale Spitze in die Höhe treibt. Die drei horizontalen Spitzen bilden miteinander wieder Winkel von 120°, unter welchen überhaupt alle Teilungen und Verzweigungen der Kalkspicula bei Echinodermen stattfinden.

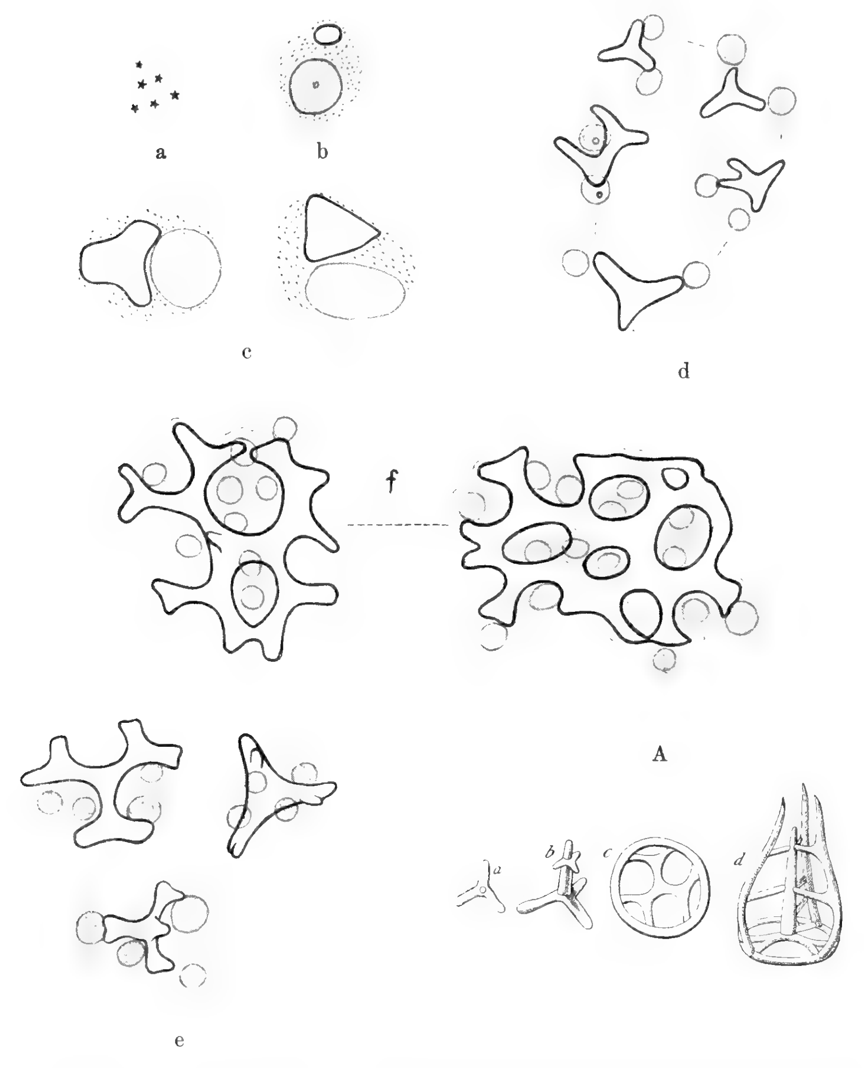


Fig. 125. *Amphiura elegans.* Entwicklung der durchlöcherten Kalkplatten (nach Woodland). a Junge Amphiuren, an denen die Spiculaentwicklung studiert wurde in nat. Größe. b Erstes Auftreten eines Kalkkörnchens in einer Zelle. c—f Auswachsen desselben und beginnende Teilung der Zelle. A Anlage der Stacheln einer *Ophiure* im Pluteusstadium; in c ist der zentrale, vertikale Fortsatz weggelassen und nur das basale Rädchen dargestellt. (Nach Semon.)

Das nächste Stadium ist nun dadurch charakterisiert, daß sich auf der Peripherie der rädchenförmigen Basalplatte jeder Speiche entsprechend ein kurzer Fortsatz erhebt. Von diesen 6 Fortsätzen verbinden sich je 2 an ihrer Spitze miteinander, sowie auch mit dem äußersten Ende einer der drei von der vertikalen Achse der Stachelanlagen ausstrahlenden horizontalen Spitzen. So bekommen wir dann die erste Bildung aufrechtstehender Maschen über der Basalplatte und zugleich die Anlage der 3 Kanten des jungen Stachels (Fig. 125 A d). Der weitere Aufbau geschieht nun in der Weise, daß über jede der drei horizontalen Spitzen, die jetzt mit je zwei Erhebungen des Rädchenrandes verwachsen sind, ein senkrecht aufsteigender Stachel sich erhebt. Wir haben dann im ganzen vier solche Stacheln, einen zentralen und drei peripherische. Diese bleiben aber nicht isoliert, sondern es bilden sich an dem zentralen in der Richtung auf jeden peripheren Stachel und an jedem der letzteren in der Richtung auf den zentralen je ein horizontaler Fortsatz. Die einander zugekehrten Fortsätze wachsen dann aufeinander los, berühren sich und verwachsen schließlich. So bauen sich nach und nach um den mittleren Achsenstachel drei aus übereinandergestellten Maschen formierte und in Winkeln von 120° voneinander gestellte senkrechte Wände auf (Ludwig, 73, 75).

Man darf es gewiß als erstaunlich bezeichnen, daß auch diese kompliziertеn Kalkgebilde lediglich das Produkt der sekretorischen Tätigkeit einer großen Zahl von Zellen sind, wie es die beistehende Fig. 126 A an einem verhältnismäßig einfachen Fall erkennen läßt. Nach Fol (37) sind auch in späteren Stadien der Entwicklung

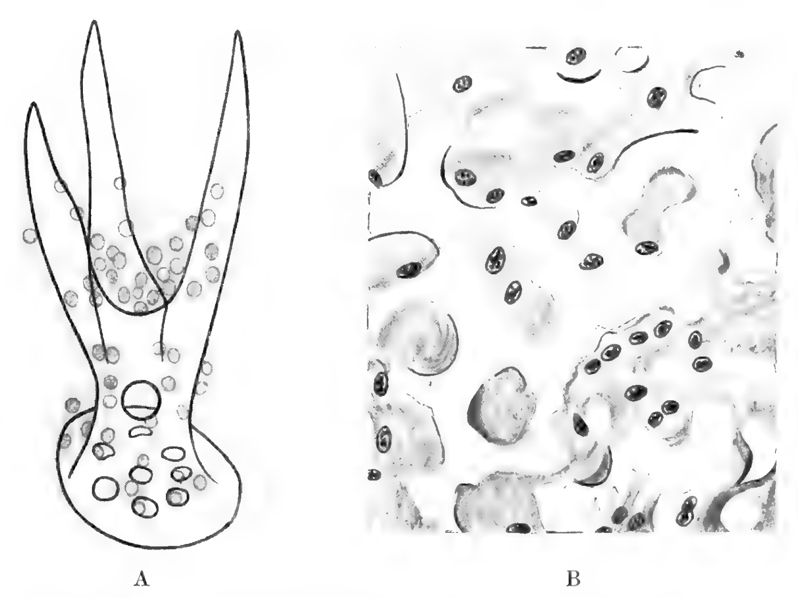


Fig. 126. A *Ophiothrix fragilis.* Dreizackiger Seitenstachel mit seinen zahlreichen Bildungszellen. (Nach Woodland.)
B *Asterina gibbosa.* Entkalkter Schnitt durch das Skelett. In den Maschen des ehemals kalkigen Netzes liegen Haufen von Bildungszellen. (Nach Fol.)

die Bildungszellen der Skelettstücke der Echinodermen (Seesterne und Echiniden) in lockeren Haufen versammelt. „In diesen Haufen entstehen die zierlich durchlöcherten Kalkplatten des Skelettes und wachsen mit großer Schnelligkeit nach allen Seiten aus. Der Kalk setzt sich in Gestalt von Trabekeln an, die in allen Richtungen ein dichtes Netz bilden, während die von ihnen freigelassenen Räume von den Zellen

eingenommen werden. Entfernt man den Kalk durch Säuren, so bildet das Zellgewebe ebenfalls ein Netz, welches dem Kalknetze sehr ähnlich sieht, aber eigentlich das Gegenbild des letzteren darstellt, indem das eine den Lückenräumen des anderen entspricht" (Fig. 126 B.). Ganz im Gegensatz zu diesen Fällen, wo ganze Scharen von Zellen am Aufbau der Skelettelemente sich beteiligen, werden bei manchen Holothurien (*Cucumaria*, *Thyone*) die sonst sehr ähnlichen durchlöcherten Kalkplatten des Integumentes nur von ganz wenig (oft nur zwei) Bildungszellen vollendet. WOODLAND (155) untersuchte die Entwicklung der Platten bei *Cucumaria brunnea* und *Thyone fusus* (Fig. 127 A u. B). Ersterenfalls sieht man zwischen zwei oder vier aus der Teilung eines Skleroblasten hervorgehenden Zellen, deren Plasma gewöhnlich von zahlreichen dunklen Granulis durchsetzt wird, zunächst ein kleines längliches Kalkkonkrement erscheinen (Fig. 127 B a, b), welches nun rasch in die Länge wächst und sich dann sehr bald an den beiden verdickten Enden gabelt. Durch Teilung können 3, 4 oder 5 Zellen (Kerne) entstehen, die sich aber nicht trennen, sondern dauernd vereinigt bleiben und so ein Syncytium bilden, innerhalb dessen Plasmamasse das weitere Wachstum des Kalkgebildes erfolgt. („The whole spicule is entirely enveloped by cytoplasm — is contained in a protoplasmic sac — and each of the nuclei is, as usual, situated in a more or les aggregated portion of it lying to one side of the spicule limb. Black granules ore only rarely present in the scleroblasts of young spicules, and are apparently quite absent in those of adult spicules.") Sehr bemerkenswert ist es, daß die Kerne ihre ursprüngliche Lage am Spiculum auch weiterhin beibehalten, so daß es, wie die Figuren zeigen, den Anschein gewinnt, als ob eine entsprechende Anzahl von isolierten Bildungszellen in der Mitte der nach und nach heranwachsenden Platte versammelt blieben. Auch bei *Thyone fusus* findet man (Fig. 127 A) an gleicher Stelle nur 2 oder höchstens 4 Kerne, welche dem primär gebildeten Kalkstäbchen seitlich dicht anliegen. Es ist dies um so merkwürdiger, als dies auch für die sogenannten „Stühlchen" gilt, Platten, welche in der Mitte einseitig einen komplizierten Aufsatz tragen (Fig. 127 A c, d, e), der stets kernfrei gefunden wird. Setzt man, wie dies auf Grund anderer Erfahrungen naheliegt, eine wesentliche Mitbeteiligung der Kerne an der Kalkabscheidung voraus, so müßte man annehmen, daß sich im gegebenen Falle ihr Einfluß auf weite Gebiete erstreckt.

Zu den allermerkwürdigsten geformten Sekreten gehören ohne Zweifel die Kalkanker der Synapten. Auch sie entstehen, nach der Untersuchung von WOODLAND (155), wie die oben besprochenen Holothurienplatten, in Syncytien, nur ist die Zahl der Kerne hier wieder eine außerordentlich große.

Als erste Anlage des künftigen Ankers sieht man inmitten eines solchen Syncytiums ein kleines rundes Kalkkörnchen auftreten (Fig. 128 a), welches sich sehr bald nach der einen Seite hin verlängert, in einer Richtung, die zur Längsachse des Tieres senkrecht steht (Fig. 128 b, c, d). Wie früher schon bemerkt wurde (p. 569), ist dies auch die Lage der vollentwickelten Anker in der Haut des Tieres. Die nächste Veränderung des geknöpften Stäbchens besteht nun in dem seitlichen Auswachsen des verdickten Endes zum Ankerbogen (Fig. 128 e, f), wobei sich das Syncytium der veränderten Form des Spiculums stets anpaßt. Während bis dahin die Kerne ziemlich gleichmäßig durch die ganze protoplasmatische Grundmasse verteilt waren, tritt nun etwas sehr Merkwürdiges ein, indem eine gewisse Anzahl von Kernen (etwa 6—10) von der dem Epithel zugekehrten Außenseite des jungen Ankers, wo sie hauptsächlish angehäuft liegen, nach der Innenseite hinwandern und hier eine scharf begrenzte länglichrunde Ansammlung bilden (Fig. 128 f). Inmitten derselben sieht man dann bald als erste Anlage der späteren Ankerplatte wieder ein winziges rundes Kalkkörnchen erscheinen. Was die Kerne im gegebenen Falle bestimmt, sich in so auffallender Weise an einem ganz bestimmten Ort des primär gebildeten Ankerspiculums an-

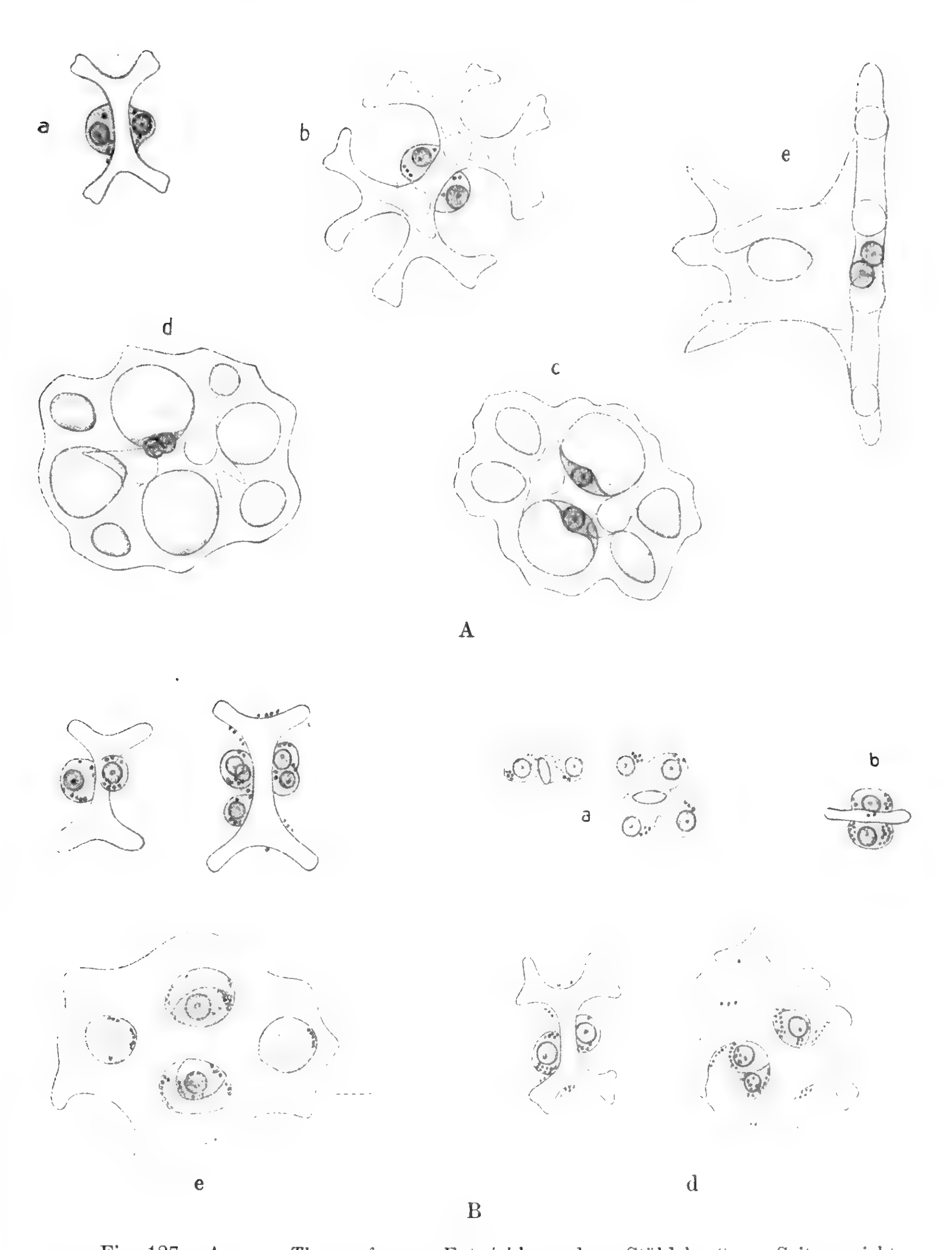


Fig. 127. A a—e *Thyone fusus*. Entwicklung der „Stühlchen". e Seitenansicht eines fertigen Stühlchens. c und d Ansicht von oben her.
B a—e *Cucumaria* sp. Entwicklung der durchlöcherten Kalkplättchen. Die graue Tönung entspricht der Plasmaumhüllung. (Nach WOODLAND.)

zuhäufen, ist vorläufig nicht zu erklären; auf alle Fälle scheint aber die Tatsache an sich darauf hinzuweisen, daß hier wie in vielen anderen Fällen bei der Neuanlage eines Spiculums Kerne in der Nähe sein müssen. Auf die Bildung des besonderen Plasmaklumpens für die Plasmaanlage läßt sich jedenfalls die Tatsache zurückführen,

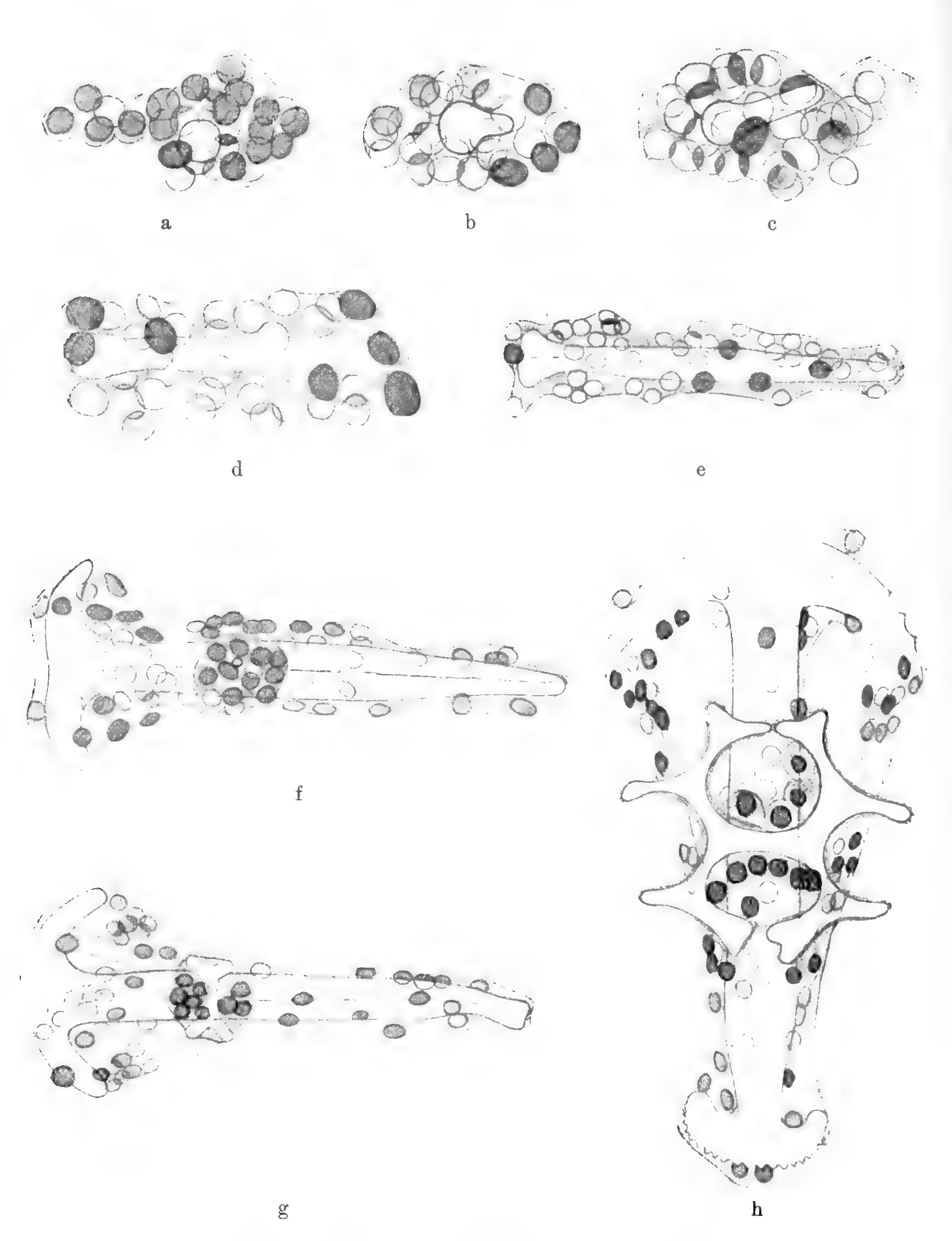


Fig. 128. *Synapta inhaerens.* Entwicklung der Anker (nach Woodland). a Ein Syncytium aus dem Hautepithel mit der ersten Anlage eines Ankers in Form eines runden Kalkkörnchens (weiß). b—d Das Körnchen wächst zur Keulenform aus. e Erste Anlage des Ankerbogens (links). f In einem besonderen Zellen(kern)klumpen entsteht (etwa in der Mitte der Innenseite des Ankers) ein kleines Kalkkörnchen als erste Anlage der Ankerplatte, deren weiteres Wachstum g—h zeigt.

daß das Plattenprimärstäbchen immer etwa in der Mitte des Ankerschaftes angelegt wird. Weiterhin wächst jenes Kalkkörnchen zu einem quergestellten, d. h. senkrecht zur Achse des Ankerschaftes gelegenen Stäbchen aus, welches sich bald an beiden Enden gabelt und dann in ganz ähnlicher Weise weiterwächst, wie die gewöhnlichen durchlöcherten Holothurienplatten (Fig. 128g, h), wenn man davon absieht, daß im einen Falle nur zwei oder wenig mehr Kerne, im anderen aber viele beteiligt sind. Während der Weiterentwicklung der Ankerplatte tritt dann eine deutliche Zweiteilung des betreffenden Syncytiums ein, indem ein Kernhaufen auf der einen Längsseite des primären Kalkstäbchens, ein zweiter auf der anderen liegt (Fig. 128h). Auch das Ankersyncytium zeigt eine deutlich bilaterale Entwicklung und reduziert sich mehr und mehr auf zwei Längsstränge von kernhaltigem Plasma, welche von den Spitzen des Ankerbogens nach dem allmählich halbmondförmig auswachsenden Ankergriff hinziehen (Fig. 128h). Sind die 7 Hauptlöcher des freien Plattenendes gebildes, so hört das Wachstum des Maschenwerkes, dessen Aeste wieder Winkel von etwa 120° einschließen, auf. Die ursprüngliche Anlage (das „Primärkreuz") ist doppeltsymmetrisch gebaut; man kann es durch zwei Schnitte in spiegelbildlich gleiche Hälften zerlegen, später geht aber, indem sich die Platte in der Richtung der Achse des Ankerschaftes erstreckt, die doppelte Symmetrie verloren, und es bleibt nur ein Schnitt übrig, der spiegelbildlich gleiche Hälften liefert. (BECHER, 1a) Schon WOODLAND hat als Kuriosum mitgeteilt, daß bei *Labidoplax digitata* das erste Stäbchen der Platte dem Ankerschaft immer parallel liegt, und BECHER (l. c.) hat später gefunden, daß es zwei verschiedene Typen bei den Synaptiden gibt, bei den einen liegt das Primärkreuz quer, bei den anderen parallel zur Längsachse des Ankers (Fig. 104, 2). Auf die sehr interessanten Anomalien der Ankerbildung, welche BECHER eingehend erörtert hat, kann hier nicht näher eingegangen werden. Es sei nur noch bemerkt, daß WOODLAND die Ursache der schon im ersten Beginn deutlichen Querlagerung des Ankers und seines Primärstäbchens in den starken Kontraktionen der Körperwand erblickt, die mit mechanischer Notwendigkeit eine solche Lage herbeiführen sollen. Mit Recht hat BECHER (l. c.) dagegen geltend gemacht, daß das Primärstäbchen des Ankers schon quer liegt, wenn es noch nicht länger ist als das primäre Plattenstäbchen. „Wenn nun für dieses letztere die Möglichkeit besteht, sich in der Längsrichtung des Körpers einzustellen, so ist nicht einzusehen, warum nicht etwas Aehnliches für das Ankerstäbchen gelten sollte." Wenn es daher auch vielleicht als berechtigt gelten darf, die Querstellung des Ankers als eine Anpassung an die Längskontraktionen resp. an die dadurch bewirkte Querfaltenbildung zu betrachten, so läßt sich doch sicher nicht behaupten, daß sie dadurch direkt bewirkt wird. Zahlreiche interessante Einzelheiten, namentlich auch betreffs korrelativer Beziehungen zwischen Anker und Platte, welche BECHER in seiner an anregenden Ideen reichen Monographie erörtert, muß ich hier übergehen.

3. Experimentelle Beeinflussung der Skelettbildung.

Wir haben im vorstehenden an einer ganzen Reihe von Beispielen die Tatsache kennen gelernt, daß wie bei den Kiesel- und Kalkschwämmen auch bei den Echinodermen die charakteristischen Skelettelemente durch meist freibewegliche Zellen als „geformte Sekrete" gebildet werden, wobei die Form oft in augenfälligster Weise durch die besondere Art der Zusammenlagerung der Spiculoblasten sozusagen vorgezeichnet wird. Wenn man speziell die Verhältnisse berücksichtigt, wie sie bei den Echinodermenlarven (Seesterne und Seeigel) vorliegen, so ist klar, daß es nicht sowohl die spezielle Form der von den Zellen modellierten Kalkgebilde ist, die der Erklärung

bedürftig erscheint, sondern es handelt sich vielmehr um die Erforschung der Ursachen, welche die kalkabscheidenden Zellen zu einer so bestimmten Gruppierung an bestimmten Orten zwingen. Damit ist aber der Skelettbildungsprozeß aus der Reihe der einfachen mechanischen Probleme ausgeschieden: er ist ein biologisches Problem geworden.

Es dürfte, wie Herbst (42—49) ausführt, kaum zu bezweifeln sein, daß die freibeweglichen Zellen hierbei gewissen „richtenden Kräften“ gehorchen, bzw. durch „Richtungsreize“ in ihrer Lagerung bestimmt werden, „da es von vornherein ausgeschlossen ist, daß die betreffenden Zellen auf vorgezeichneten Bahnen entlangkriechen, dieselben vielmehr ungehindert nach allen Richtungen durch das Blastocöl würden wandern können“. Unabhängig von Herbst hat auch Roux die Vermutung geäußert, daß „der sogenannte Chemotropismus als ein wichtiges gestaltendes Prinzip der Ontogenese aufzufassen“ sei, und hat diese Vermutung zugleich experimentell zu stützen versucht, indem er bestrebt war, taktische Erscheinungen unter künstlich hergestellten Bedingungen nachzuweisen. Herbst hat einen Faktor, welcher die Lagerung der Kalkbildner beeinflußt, in einem positiven Oxygenotropismus vermutet, „zu dem freilich noch ein anderer Reiz hinzukommen müßte, um die Anlagerung an genau bestimmten Stellen der Körperoberfläche zu erklären“. Driesch (24) hat dann zunächst geprüft, inwieweit die Selbstordnung der Kalkbildner bei *Echinus*-Larven auch dann noch stattfindet, wenn ihre normale Lagerung durch mechanische Einwirkungen gestört wird. Es wurden zu diesem Zwecke Blastulae mit schon gebildeten, aber nicht geordneten Mesenchymzellen etwa $^1/_2$ Minute lang in einem kleinen Glase geschüttelt; dann wurden solche Objekte ausgelesen, deren Mesenchymzellen durch das Schütteln starke Lageveränderungen erfahren hatten, und dann in ihrem weiteren Schicksale beobachtet. Es zeigt sich nun in allen Fällen, daß die Mesenchymzellen, welche, von dem ursprünglich geschlossenen Haufen abgesprengt, im Inneren des mit Gallerte erfüllten Blastocöls lagen, gleichwohl an die für ein entsprechend späteres Stadium der Ontogenese normalen Orte hinwandern, so das daselbst die normale Figur des Mesenchymringes mit 2 Dreiecken entsteht und auch die fernere Entwicklung und die Skelettbildung ohne jede Abnormität vor sich geht. Diese Tatsache beweist, daß die skelettbildenden Mesenchymzellen in der Tat richtenden Kräften gehorchen, d. h. taktisch reizbar sind, und daß die Reizquelle an gewissen Orten des Ektoderms liegt. „Die Kalkbildner bilden das sehr typische Pluteusskelett durch aktive Ortsveränderung und durch Kalkausscheidung dort und so, wie es jeweilig nötig ist.“ (Driesch.) Es ist nun sehr bemerkenswert, daß dies auch dann geschieht, wenn die ursprüngliche Ordnung der Zellen gestört wird, denn daraus ergibt sich, wie Driesch bemerkt, die Folgerung, daß alle Mesenchymzellen in Bezug auf die Bildung jeweils jedes einzelnen Skeletteiles als gleichwertig gelten müssen („äquipotentiell“ sind), da es ja, bei dem gänzlich Regellosen der Derangierung des Mesenchyms, nicht wahrscheinlich ist, daß bei den oben erwähnten Versuchen „jede Zelle bei der definitiven Lagerung gerade an denjenigen Ektodermort zu liegen kommt, an den sie sich

auch im normalen Geschehen begeben haben würde, und da trotz dieser Differenz der relativen Lage doch eine in jeder Hinsicht, namentlich auch in Hinsicht des Skelettes, normale Larve resultiert.“ „Die Schar der Mesenchymzellen ist einer Schar von Arbeitern analog, denen in ihrer Gesamtheit, aber ohne Rollenverteilung eine komplizierte tektonische Aufgabe gestellt ist, welche jeder von ihnen kennt und kann; wie sie gerade zufällig gestellt sind, übernehmen sie die Einzelausführungen an dem in Auftrag gegebenen Werke; was jeder einzelne tut, das hängt ab von der Spezifizität des schon Erledigten und vom idealen Ganzen. Mit schlechten oder mit zu wenig Steinen können auch die besten Arbeiter nicht bauen.“ (Driesch.)

Gerade in dieser letzterwähnten Richtung verdanken wir Herbst eine große Reihe interessanter und wichtiger Beobachtungen. Die Kleinheit und Durchsichtigkeit der Echinodermen-Larven, die überaus charakteristische Form ihres Stützskelettes und die Leichtigkeit, mit welcher sie sich aus befruchteten Eiern erziehen lassen, alles das macht sie zu Objekten, an denen sich, wie nicht leicht sonstwo, der Einfluß veränderter Lebensbedingungen auf die Formgestaltung und speziell auf die Skelettbildung experimentell untersuchen läßt. Besonders interessant gestalteten sich die Veränderungen, welche Herbst an Echiniden-Larven durch Zusatz von Lithiumsalzen zum Meerwasser erzielte (LiCl, LiJ, LiBr). Es wird hierdurch nicht nur die Bildung des Kalkgerüstes völlig unterdrückt, sondern auch die Gesamtform der Larve in viel tiefer greifender Weise gestört, als durch sonstige Eingriffe. „Aus den Eiern geht zunächst eine normale Blastula hervor. Dieselbe streckt sich dann etwas in die Länge und teilt sich schließlich durch eine Einschnürung in 2 Abschnitte, welche sich blasig voneinander abheben und sich früher oder später dadurch voneinander unterscheiden, daß der eine dünne Wandung, der andere dagegen eine relativ dicke aufweist.“ Dieser letztere entspricht dem Urdarm einer normalen Gastrula, jener dagegen der Wand derselben. Schon auf dem Blastulastadium macht sich eine Differenz zwischen der normalen und der Lithiumentwicklung geltend. Während sich nämlich normalerweise die zuerst gebildeten Mesenchymzellen, wie schon früher erwähnt wurde, in Form der späteren dreistrahligen Kalkspicula ansammeln, legen dieselben bei den Blastulis der Li-Kulturen einen weit größeren Weg zurück. Sie wandern nach dem animalen Pol hin und ordnen sich hier in Form eines Kranzes, der seine Zusammensetzung aus mehreren Dreistrahlern — es sind stets mehr als zwei — mehr oder weniger deutlich erkennen läßt oder in Form einer Platte an (Fig. 129 vergl. Fig. 122.

„Fragen wir nun, warum die Kalkbildner in den Blastulis der Lithiumkulturen an andere Orte der Körperwand als gewöhnlich wandern, so sind hierauf nur zwei Antworten möglich: einmal nämlich könnte die Reizstimmung der betreffenden Mesenchymzellen durch das Lithium verändert worden sein, und zwar derart, daß sie jetzt nicht mehr auf die richtenden Kräfte reagieren, welche normalerweise von den bestimmten Punkten des vegetativen Poles auf sie ausgeübt werden, sondern daß sie nunmehr von Zellgruppen des animalen Teiles der Blastulawand angelockt werden, und zum anderen ist es nicht ausgeschlossen, daß diejenigen Stellen der Körperwand, an

welche sich die Kalkbildner normalerweise anlegen, die Fähigkeit zum Anlocken eingebüßt und an andere Zellgruppen abgetreten haben, welche mehr oder weniger nahe am animalen Pole liegen. Da nun aus der Weiterentwicklung der Blastulae deutlich hervorgeht, daß die um das Urmundfeld herum gelegenen Teile der Blastulawand in der Tat eine andere Beschaffenheit als bei der normalen Entwicklung haben, da aus ihnen der Urdarmabschnitt der Lithiumlarve, nicht aber Teile der Körperbedeckung und des Wimperringes der Pluteuslarve hervorgehen, so trifft die letztere der beiden erwähnten Möglichkeiten wohl das Richtige.“ (C. Herbst.)

Die Kalkbildner sondern nun in der Lithiumlösung keinen Kalk ab, sie beginnen aber damit, wenn man die Larven in reines Seewasser zurückbringt. Erst dann kann man also sehen, daß die Mesenchymzellen, welche zu Anfang an den animalen Pol der Blastula gewandert waren, wirklich die Erzeugerinnen des Kalkgerüstes sind. Doch machen sich dann mancherlei Abweichungen vom normalen Verhalten geltend (Fig. 129). Abgesehen von der örtlichen Verschiebung nach dem animalen Pole, offenbart sich dies auch in einer Vermehrung der Kalknadeln und auch der

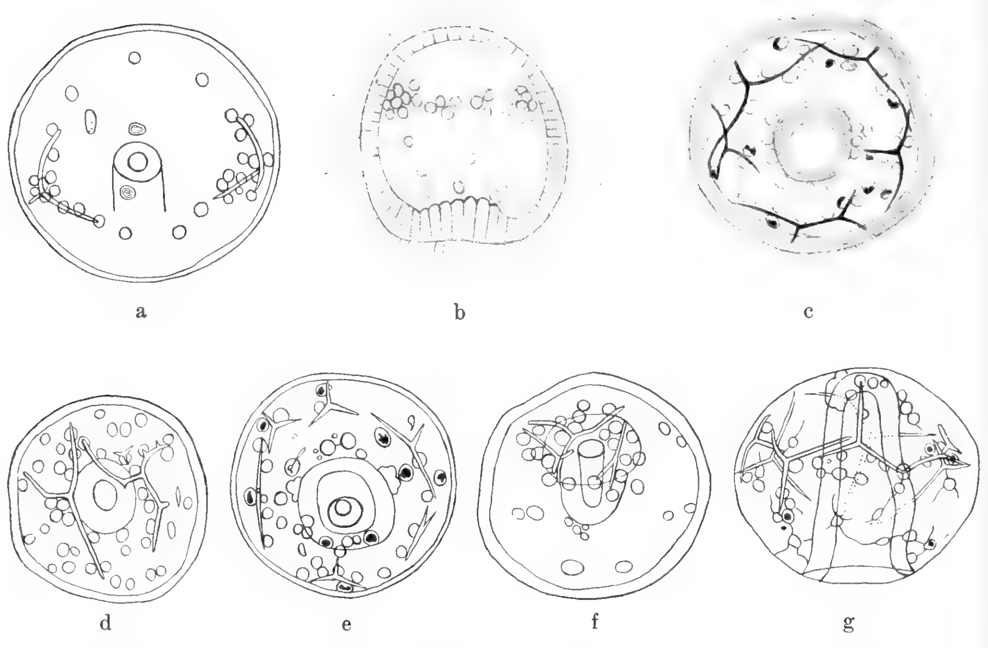


Fig. 129. Abnorme Entwicklung der Skelettelemente in der Larve von *Sphaerechinus*. a Normale Lagerung der Kalkbildner, b Blastula aus einer Lithiumkultur. Die Kalkbildungszellen haben sich nach dem animalen Pol hingezogen und hier kranzförmig angeordnet. c Die am animalen Pol geordneten Kalkbildner haben eine Mehrzahl von Dreistrahlern (5) abgeschieden, d und f Abnormale Lagerung der Kalkbildner und Dreistrahler an Larven in SO_4''-freiem Wasser (Zusammensetzung der Mischung: 3 Proz. NaCl, 0,08 KCl, 0,5 Proz. $MgCl_2$, 0,13 Proz. $CaCl_2$ und $CaCO_3$ durch Einleiten von CO_2 gelöst. Die Lösung enthält außerdem auch etwas $Ca_3P_2O_8$ und $FeCO_3$). e und g Erhöhung der Dreistrahlerzahl nach vorübergehendem Aufenthalt in einer SO_4''-freien Lösung. (Nach Herbst.)

mit gegitterten Kalkstäben versehenen Fortsätze. Die Zahl der ersteren konnte 3, 4, auch 5 betragen. In den meisten Fällen waren dieselben unregelmäßig gelagert, es kam jedoch auch vor, daß sie mehr weniger regelmäßig angeordnet waren. Dann waren sie stets so orientiert, daß ein Schenkel des Dreistrahlers nach außen, die beiden anderen dagegen nach dem Zentrum des Gastrulawandabschnittes gerichtet waren. Indem nun die beiden nach innen gekehrten Schenkel mit denen der Nachbar-Dreistrahler zusammenstoßen, kam ein Kranz zustande, der den Gastrulawandabschnitt in einer Zone umgab. Abgesehen von den erwähnten, kamen bisweilen noch andere Dislokationen von Kalkspiculis zur Beobachtung, die abermals ganz deutlich zeigen, daß es bei der Entstehung derselben ganz allein nur auf den Ort ankommt, wo sich Kalkbildnerzellen festsetzen, und auf die Form, in der sie sich zusammenordnen. In der Regel erfolgt dies, wie gesagt, an der Wand der Gastrula, und zwar an bestimmten Stellen derselben, aber niemals an der Wandung des Urdarmes. Ganz ausnahmsweise kommt es nun aber vor, daß in den Urdarmabschnitten der in reinem Seewasser aufgewachsenen Lithiumlarven 1 oder 2 kleine Dreistrahler sich entwickeln. (C. Herbst.)

Auch durch den Zusatz anderer Salze zum Seewasser (KNO_3, KBr, KJ, K_2SO_4, NaJ, $NaNO_3$, $MgSO_4$) in geeignetem, nach der Art der Salze wechselndem Mengenverhältnis, kann die Bildung des Kalkgerüstes der Larven gehemmt werden. Auch in solchen Fällen ordnen sich nun die Kalknadelbildungszellen bisweilen (nicht immer) regelmäßig in Gestalt eines Dreistrahlers an, obschon es gar nicht zur Abscheidung von Kalk kommt.

Eine Frage von größter allgemeiner Bedeutung ist die, aus welcher Quelle der kohlensaure Kalk stammt, der in so enormen Mengen von zahllosen Seetieren zur Bildung ihrer Skelette verwendet wird.

Meerwasser von etwa 36 Prom. Salzgehalt, wie das Mittelmeer, zeigt darin nicht ganz 30 Prom. NaCl, 0,78 KCl, 3,24 $MgCl_2$, 2,6 $MgSO_4$, 1,6 $CaSO_4$ und nur einen Rest, etwa 0,08 SiO_3, $CaCO_3$ und $Ca_2(PO_4)_2$. Es ist also der kohlensaure Kalk, der im Organismus in so ungeheurer Menge aufgehäuft werden kann, im Meerwasser nur in Spuren vorhanden. Es lag daher der Gedanke nahe, daß die Organismen imstande seien, den reichlicher vorhandenen $CaSO_4$ in $CaCO_3$ umzuwandeln und so zur Skelettbildung zu benützen. Es hat sich aber bei genauerer Untersuchung herausgestellt, daß dem nicht so ist und daß tatsächlich nur jene Spuren von $CaCO_3$ zur Verwendung kommen, indem die Skelettbildung ausbleibt, wenn alle Salze mit Ausnahme des $CaCO_3$ vorhanden sind.

Schon Pouchet und Chabry (105—107) haben den Einfluß von mehr oder weniger kalkfreiem Meerwasser auf die Entwicklung von *Echinus*-Eiern untersucht und gefunden, daß dieselbe schon merkliche Störungen erfährt, wenn der Kalkgehalt nur um $^1/_{10}$ verringert wird. Die Larven bekamen zwar in diesem Falle noch ein Skelett, aber sie erhielten nicht die für die normale Pluteusform so charakteristischen Arme. Wurde noch mehr $CaCO_3$ ausgefällt (durch Ka- resp. Na-Oxalat), so wurde das Kalkgerüst noch rudimentärer und es gelang sogar Larven

zu züchten, welche zwar die Pluteusorganisation aufwiesen, aber vollkommen der Kalkspicula entbehrten.

In einer ausgezeichneten Arbeit „Ueber die zur Entwicklung der Seeigellarven notwendigen anorganischen Stoffe, ihre Rolle und Vertretbarkeit“ hat dann C. Herbst (46—48) mit aller nur wünschenswerten Exaktheit festgestellt, daß der kohlensaure Kalk für die Skelettbildung der Seeigellarven absolut unentbehrlich ist, auch wenn die sonst im Seewasser noch vorhandenen Kalksalze ($CaSO_4$ und Spuren von Phosphat) in normaler Menge dargeboten werden. Es hatte sich ergeben, daß sie in künstlichem Seewasser, welches 3 Proz. NaCl, 0,07 Proz. KCl, 0,32 Proz. $MgCl_2$, 0,26 Proz. $MgSO_4$, 0,1 Proz. $CaSO_4$, $CaHPO_4$ und $CaCO_3$ (so viel nach längerem Stehen gelöst bleibt) enthält, sich vollkommen normal entwickeln, ja daß sogar noch dieses oder jenes Salz (z. B. $MgCl_2$) fortfallen kann. Dagegen traten sofort Störungen der Entwicklung ein, wenn die geringen Mengen $CaCO_3$, welche überhaupt gelöst bleiben, fehlten. Dies prägt sich schon darin aus, daß die Furchungszellen ihren Zusammenhalt verlieren und sich sehr bald völlig isolieren. Es gehen aus denselben keine Blastulae mit geschlossener Epithelwand hervor, sondern einzelne isolierte Zellen, welche noch stundenlang munter umherschwimmen.

„Durch das Fehlen von Ca im umgebenden Medium wird also der Verband der Furchungszellen membranloser Eier der Seeigel derartig aufgelockert, daß die einzelnen Zellen zum Teil sogar durch größere Zwischenräume voneinander getrennt werden. Trotz dieser gänzlichen Isolation oder Auflockerung verläuft aber die Furchung bis zu Ende, ja es tritt sogar Differenzierung in Wimperzellen ein, die, auch wenn sie gänzlich isoliert sind, doch einige Zeit am Leben bleiben und sich munter bewegen können. Der Calciummangel wirkt also zunächst nur spezifisch auf den Zusammenhalt der Zellen, nicht aber auf die Lebensenergie ein, deren endliches Erlöschen vielleicht überhaupt nicht an dem Fehlen des Kalkes, sondern vielmehr an der Isolation liegt.“ (C. Herbst.)

Aber auch schon entwickelte Blastulae (ohne Mesenchym) zerfallen in Ca-freiem Wasser in kürzester Zeit in ihre Bestandteile (oft beginnt der Prozeß schon nach wenigen Minuten). „Die Zellen rundeten sich gegeneinander ab, manche traten ganz aus dem Verband heraus; die Larven fielen gleich durchlöcherten Blasen zusammen und ihre Wand riß hier und da ganz auf, so daß das Blastocöl direkt mit dem äußeren Medium kommunizierte. Trotz dieser tief eingreifenden Verwüstungen, welche der Kalkmangel so plötzlich hervorrief, lebten aber die Larven ruhig weiter.“ Schließlich (nach mehreren Stunden) sind die Larven in lauter einzelne, noch wimpernde Zellen zerfallen. Nach diesen merkwürdigen Erfahrungen war es nun von größtem Interesse zu sehen, wie sich bereits getrennte Zellen oder Zellgruppen verhalten, wenn sie in Ca-haltiges Meerwasser zurückgebracht werden. Findet etwa eine Näherung der isolierten Zellen statt, ähnlich wie eine solche von Roux bei isolierten Zellen der Morula und Blastula des Grasfrosches beobachtet und als „Cytotropismus“ beschrieben wurde? Roux betrachtet die von ihm entdeckte Bewegungserscheinung in der Tat als eine Reaktion auf einen Richtungsreiz, welchen die Zellen aufeinander ausüben und den man sich nach Roux's Meinung durch einen im Medium sich aus-

breitenden Stoff vermittelt denken kann. Es ergab sich, daß zwar die locker beieinander liegenden, aber sich noch berührenden Zellen von Eiern nach Entnahme aus dem kalkfreien Gemisch sich wieder zusammenschließen, daß dies aber niemals der Fall war, wenn sie durch einen Zwischenraum ganz voneinander getrennt waren. Ebenso wie die Zellen der Furchungsstadien, so schließen sich auch die der Larven mit aufgelöstem Epithelverband nach Uebertragung in kalkhaltiges Wasser wieder zusammen, sofern sie noch in lockerem Haufen beieinander liegen, sind aber von der Aufnahme in den Zellenverband ausgeschlossen, wenn sie vollständig isoliert, d. h. durch Zwischenräume von den übrigen getrennt sind (C. HERBST).

Der Zusammenschluß erfolgte auch noch, wenn die Larven bereits arg an Zellenzahl reduziert sind und nur noch einen lockeren, zerfetzten, regellosen Zellhaufen bilden. Je regelloser der Haufen, desto mehr weicht die spätere Larvenform von der Norm ab und je mehr Zellen vor dem sekundären Zusammenschluß ausgetreten sind, desto kleiner muß natürlich die Larve werden.

Auch für spätere Entwicklungsstadien, die ihre Entwicklung in normalem Seewasser begonnen haben und dann erst in die kalkfreie Mischung gebracht werden, ist $CaCO_3$ zur normalen Weiterentwicklung unentbehrlich und zwar war es hierbei vollkommen gleichgültig, ob die Larven bereits auf dem Blastulastadium oder später im Beginn der Pluteusbildung in die Lösung ohne $CaCO_3$ übergeführt wurden.

Sehr bemerkenswerte Störungen der Skelettbildung bei Seeigellarven machen sich, wie HERBST gefunden hat, auch dann bemerkbar, wenn sie sich in (SO_4'')-freien Mischungen, also bei Abwesenheit von Sulfaten entwickeln. „Nach der so typischen, regelmäßig bilateralen Anordnung der Kalkbildner wird man bei diesen stets vergeblich suchen; nie wird man die normale Anordnung der Kalkbildner in einer Kultur ohne SO_4''-Ionen antreffen. Wenn man überhaupt von einer Regel in der Lagerung der Kalkbildner bei Larven aus (SO_4'')-freien Mischungen sprechen darf, so läßt sich dieselbe höchstens in der Neigung der betreffenden Zellen erblicken, mehr in der Nähe ihres Entstehungsortes, d. h. in der Nähe des Urdarmes liegen zu bleiben.“ „Eine Folge davon ist, daß natürlich auch die Dreistrahler, welche von den primären Mesenchymzellen abgeschieden werden, mehr oder weniger dicht am Urdarm entstehen. Man kann also sagen, daß der (SO_4'')-Mangel indirekt veranlaßt, daß nicht — wie normalerweise — die Gastrulawand, sondern der Urdarm von Skelettnadeln gestützt wird“ (Fig. 129d, f). „Abgesehen von der Lagerung der ersten Anlagen des Kalkgerüstes, können sich an letzterem auch noch andere Anomalien in Kulturen ohne (SO_4'') bemerkbar machen. Was hierbei in Frage kommt, ist die Zahl der abgeschiedenen Dreistrahler. Dieselbe kann nämlich zwischen 1 und 3 selten 4 schwanken, während die normale Zahl bekanntlich 2 beträgt. Ist nur ein Dreistrahler vorhanden, so kann man wegen der unregelmäßigen Lage nicht sagen, ob dies der rechte oder linke ist und ebensowenig kann man bei Vorhandensein von dreien behaupten, daß der linke oder der rechte verdoppelt sei“. „Eine sehr interessante Erscheinung macht sich an den Kalkbildnern bemerkbar, wenn man die Seeigellarven aus dem (SO_4'')-freien in gewöhnliches Seewasser zurückbringt. Die Kalkbildner bleiben nämlich dann nicht in der Nähe des Urdarms liegen, sondern wandern von diesem fort an die Peripherie. Sie ordnen

sich nun aber an der Körperwand, nicht wie normalerweise, zu zwei bilateral gelagerten Zellgruppen an, sondern bilden um die Larve herum einen Kranz, in dem nicht zwei, sondern mehrere (bis zu sieben) Kalkbildungszentren auftreten. In jedem Kalkbildungszentrum wird ein Dreistrahler gebildet. Solche Gastrulae mit einem Kranz von mehreren Dreistrahlern erscheinen dann nicht mehr bilateral, sondern können eher für radiär gelten" (Fig. 129e, g).

Da die Form der Skelettelemente bei Echinodermenlarven, wie gezeigt wurde, lediglich von der Anordnung der Bildungszellen bedingt wird, diese aber in (SO_4'')-freien Lösungen völlig gestört wird, so „kann schon deswegen die Form der Skelettnadeln, wenn letztere sich überhaupt weiter als bis zu bloßen Dreistrahlern entwickeln, nicht der Norm entsprechen, sondern muß Abweichungen davon zeigen".

Daß aber auch dann, wenn die Kalkbildner regelmäßig angeordnet waren, zur Gewährleistung eines neuen Skelettbaues doch (SO_4'')-Ionen im Meerwasser anwesend sein müssen, konnte Herbst dadurch zeigen, „daß Larven, welche im ersten Beginn der Gastrulation in (SO_4'')-freies Seewasser gebracht worden waren, also regelmäßig angeordnete Kalkbildner besaßen, zunächst normale Dreistrahler und weiter ein mehr oder weniger weit ausgebildetes, aber doch stets rudimentäres Skelett mit gitterförmigen Ansätzen erhielten, daß aber an diesem Skelett Anomalien sehr verbreitet waren". (Herbst.) Es scheint hiernach die Schwefelsäure, welche schon vor mehr als 50 Jahren Brunner in der Echiniden-Schale und Herbst neuerdings auch in den Skelettnadeln der *Echinus*-Plutei nachgewiesen hat, einen notwendigen Bestandteil des Echiniden-Skelettes zu bilden, „ohne den aus vorläufig noch unbekannten Gründen eine normale Ausbildung des Skelettes nicht zustande kommen kann". Nicht minder unentbehrlich als (SO_4'')-Ionen scheinen für die Skelettbildung in den gleichen Fällen auch K und Mg zu sein. In Zuchten ohne Mg entsteht nie ein normales Pluteusgerüst, so daß also die Skelettbildner „aus den Kalkspatkristallen nur dann ein Skelett von normalen Formen herausmodellieren können, wenn ihnen neben $CaCO_3$ und SO_4'' auch noch Mg zur Verfügung steht". Dagegen wird, wie Herbst gezeigt hat, die Bewegung der Kalkbildner von ihrem Entstehungsort an die richtigen Stellen der Körperwand durch das Fehlen der Mg-Ionen in keiner Weise gestört, während dies, wie erwähnt, in Ermangelung von Sulfaten in hohem Grade der Fall ist. Daher bilden sich auch in Mg-freien Kulturen rechts und links vom Urdarm die beiden 3-strahligen Gruppen von Mesenchymzellen.

Wenn schon bei den Echinodermen-Larven die mangelhafte Ausbildung des Kalkskelettes oder dessen gänzlicher Mangel zu tiefgreifenden Veränderungen der Gesamtform des Körpers führt, so ließ sich erwarten, daß dies in noch ungleich höherem Maße bei den Kalkschwämmen der Fall sein würde, bei welchen die zahlreichen und massigen Nadeln des Skelettes die plasmatischen Substanzen des Körpers, die Zellen und auch das Grundgewebe in ganz enormen Grade überwiegen, fast wie bei einer Meduse die Gallerte. Neuerdings hat nun Maas (81—83) Versuche über die Wirkung der Kalkentziehung auf die Entwicklung der Kalkschwämme mitgeteilt, welche nicht nur von rein morphologischen Gesichtspunkten aus Interesse bieten, sondern auch weitere Einblicke in den Aufbau der Kalkgebilde selbst gewähren, die, wie jene der Echinodermen, „in ihrem

Material durchaus die kristallinische Struktur des Kalkspates zeigen, in ihrer Form dagegen davon ganz unabhängig sind und von Zellen gebildet werden, so daß Kräfte des Organismus und rein anorganische Vorgänge bei ihrer Bildung in komplizierter Weise ineinander greifen" (Maas). Es ließ sich von vornherein erwarten, daß, wenn die Bildung der Skelettelemente wirklich nur von den Spuren kohlensauren Kalkes abhängig ist, welche im Seewasser enthalten sind, die Formentwicklung der Spongienlarven noch viel auffälligere Störungen erleiden würde, als jene der Echinodermenlarven. In der Tat lehrt ein Blick auf die Fig. 117 a, b und Fig. 113 e in wie hohem Maße dies der Fall ist. „In den Zuchtschälchen mit normalem Seewasser hatten sich die Larven (von *Sycandra setosa*) nach kurzer Zeit, oft noch am gleichen, meist am nächsten Tage angesetzt, ihre Metamorphose vollendet und so zahlreiche Nadeln gebildet, daß das ganze Schwämmchen, noch während es einen geschlossenen Sack darstellt, wie gespickt erscheint. Die Larven in künstlichem karbonatfreien Seewasser machten ebenfalls ihre Metamorphose durch. .Sie zeigten aber nach 24 Stunden und noch später keine Spur von Nadeln oder sonstigen Kalkkonkrementen." (Maas.) Dagegen wird selbst bei Vorhandensein von Spuren von $CaCO_3$ noch ein Skelett erzeugt. „Wenn man die künstliche Lösung zu gleichen Teilen mit natürlichem Seewasser mischt, also die ohnehin nur minimale Normalmenge auf die Hälfte reduziert, geschieht die Entwicklung ganz wie normal, das Schwämmchen starrt von Nadeln. Man kann sogar noch weiter gehen in der Verdünnung und erhält immer noch reichliche Skelettbildungen. Wie weit, das läßt sich bei der ohnehin so geringen Menge des $CaCO_3$, bei der kleinen Wassermasse und den minutiösen Objekten kaum feststellen; man wird einfach sagen dürfen, daß quantitative Variationen keine Rolle spielen, sondern daß es sich um Vorhandensein oder Nichtvorhandensein des Karbonates handelt. Ist $CaCO_3$, wenn auch nur in Spuren, vorhanden, so wird das Skelett gebildet; ist kein $CaCO_3$ da, so unterbleibt die Skelettbildung, auch wenn andere Kalksalze, hier Gips, in ansehnlicher Menge zur Verfügung stehen. Es vermögen also auch die Spongien nicht den $CaSO_4$ auszufällen, sondern sie können zu ihrer Skelettbildung nur den im Wasser schon gelösten $CaCO_3$ gebrauchen." (Maas.)

Das Unterbleiben der Skelettbildung in kalkfreiem Seewasser ist nicht etwa dadurch bedingt, daß Spiculazellen ganz fehlen. Sie lassen sich auch an den skelettlosen jungen Schwämmchen infolge der charakteristischen Beschaffenheit ihres Plasmas und an ihrem Kern immer leicht erkennen und erscheinen zum Teil in Strängen, wie sonst an den großen Einstrahlern, anderenteils aber auch in charakteristischen Gruppen wie sonst an den Drei- resp. Vierstrahlern. „Die Zellen versuchen also ihre spezifische Tätigkeit auch ohne das ihnen sonst zu Gebote stehende Material." So sieht man nach Maas an Larven von *Sycandra raphanus* „die Zellen, die sonst die mäßig angehäuften tangential herausragenden Einstrahler bilden, auch in kalkfreien Lösungen in Tätigkeit, indem sie, von den anderen Dermalzellen gut unterscheidbar, weit über die Oberfläche herausragen, mit schattenartigen gekörnelten Stabbildungen, die aber von Karbonat ganz frei sind". Bei *S. setosa* finden sich unter gleichen Verhältnissen auch sehr deutlich ausgebildete Dreistrahler, die aber

ganz weich und biegsam sind und offenbar nur aus organischer Substanz bestehen (Fig. 130a). Auch sieht man nicht selten biegsame spiculoïde Gebilde von unregelmäßiger Form von gleicher Beschaffenheit mit anliegenden Zellen, ferner finden sich öfters „membranöse Bildungen, gleich cuticularen Erhärtungen zwischen dermaler und gastraler Schicht, speziell als Außengrenze der letzteren“ (Fig. 130b). Wird den Kalkbildnern Karbonat dargeboten, bevor sie, wie es bei längerem Aufenthalt in kalkfreier Lösung immer geschieht, ihre normale Lagerung aufgehoben haben, so können noch völlig normale Spicula entstehen.

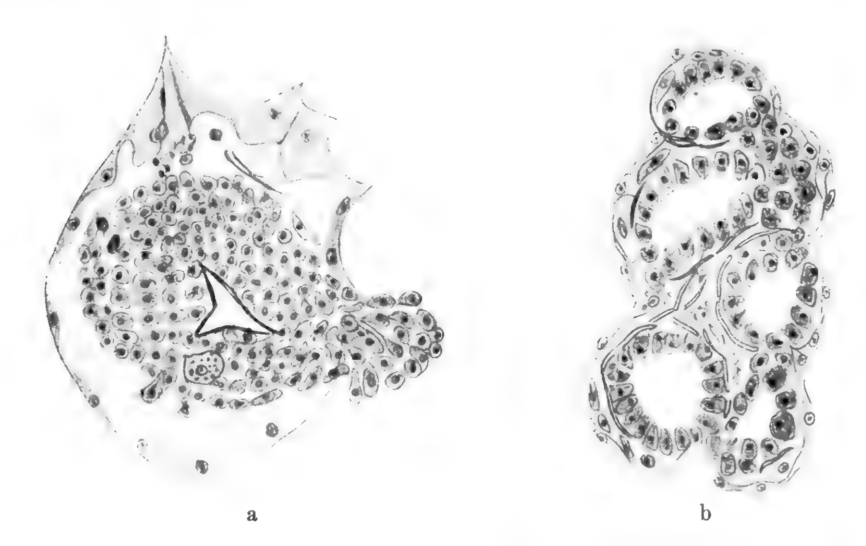


Fig. 130. *Sycandra setosa.* a Junges Schwämmchen (kalkfrei) mit einem organischen Spiculoïd. Gastralzellen nach außen durchbrechend (unten). b Schnitt durch ein nadelfreies Exemplar. Der Gastralraum in einzelne kleine Hohlräume zerfallen. Zwischen Gastral- und Dermalzellen liegen organische erhärtete (spiculoïde) Gebilde. (Nach Maas.)

„Man hat sich das nicht so vorzustellen, daß schon weitgebildete organische Formen einfach mit $CaCO_3$ ausgefüllt werden, sondern die Spiculazellen mit Material versehen, beginnen ihre Aufgabe wie in der Normalentwicklung. Im weiteren Falle, wenn $CaCO_3$ zugesetzt wird, nachdem bereits Unordnung in den Zellen eingetreten, der Zusammenhalt gelockert ist, treten Gebilde auf, die zwar aus richtigem Kalkspat bestehen, zwischen gekreuzten Nicols bei Drehung aufleuchten und verschwinden, aber unregelmäßige Form besitzen. Je nach dem Grade der Degeneration zeigen sie noch Anklänge an die Normalform, Zweistrahler mit Knöpfen, Keulen oder haben ganz unregelmäßige Begrenzungsflächen“ (Fig. 131 A). (Maas.) „Die zeitliche Trennung der beiden Vorgänge ist natürlich nicht so zu verstehen, daß zuerst der eine, dann der andere ausschließlich eintritt, wenn auch bald der organische, wie bei der ersten Entstehung, bald der anorganische, wie beim Wachstum vorherrschen kann, sondern sie müssen stets ineinander greifen und abwechseln und die Tätigkeit der Zellen muß bis zuletzt andauern, weil ja sonst schließlich nicht eine große Nadel, sondern eine dem Kalkspat entsprechende Rhom-

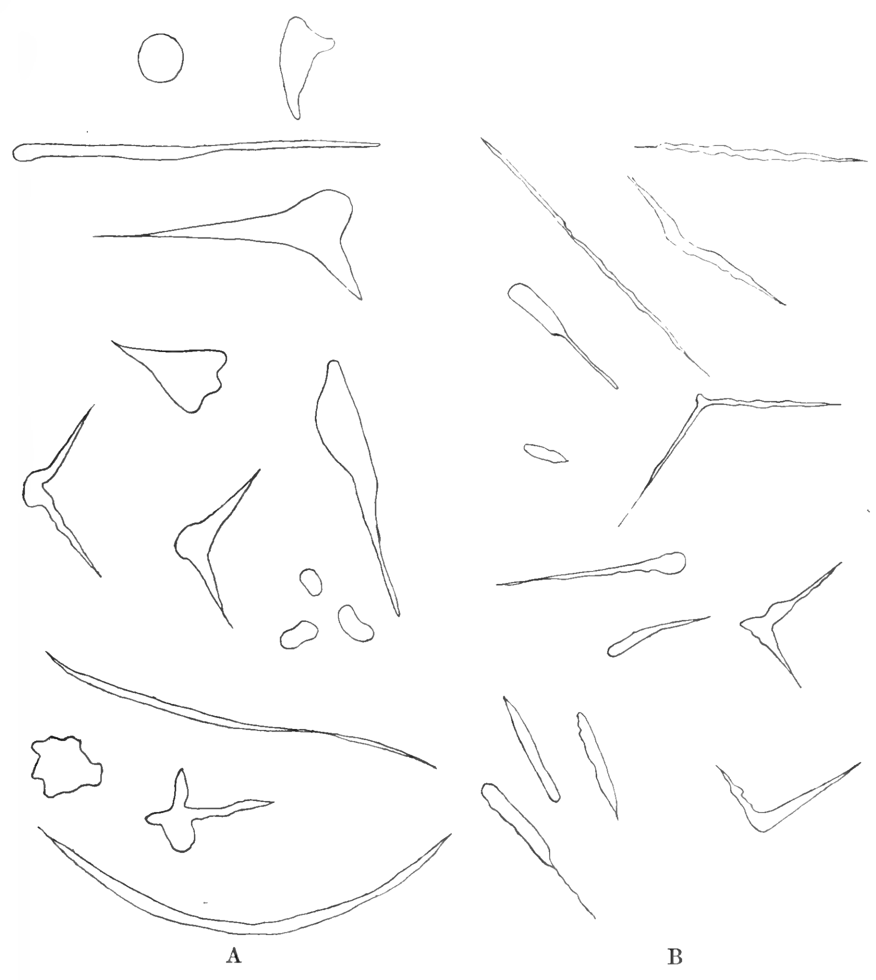


Fig. 131. A *Sycandra setosa.* Unregelmäßige Spiculabildungen bei nachträglichem Zusatz von $CaCO_3$ zu kalkfreien Zuchten. B Zuerst normale Nadeln bei nachträglicher Entziehung des $CaCO_3$. Verschiedene Formen der Abschmelzung. (Nach Maas.)

boederform entstünde.“ (Maas.) Wird normal gezüchteten Schwämmchen der Kalk nachträglich entzogen, d. h. werden Exemplare, die bereits mit zahlreichen Nadeln umkleidet sind, in karbonatfreies Wasser übertragen, so findet ein Einschmelzen schon gebildeter Nadeln statt. „Zunächst verlieren viele der im ganzen tangentialen Nadeln ihren Halt, stehen wirr nach allen Seiten, scheinbar herausfallend und werden auch viel dünner und unregelmäßiger in der Form. Man sieht sehr eigentümliche Abschmelzungsfiguren besonders an den Dreistrahlern, die die einzelnen Strahlen ungleich betreffen (Fig. 131 B). Viele der Einstrahler werden so angegriffen, daß der herausragende Teil völlig abgeschmolzen, der innere, im Schwammkörper steckende, noch völlig intakt ist; andere Einstrahler erscheinen in ihrer ganzen Ausdehnung gleichmäßig angenagt“. Es ist auch dies das Werk

von Zellen, die man daher als „Spiculoklasten“ bezeichnen kann, die wahrscheinlich mit den Spiculoblasten identisch sind. Zweifellos sind es Dermalzellen, die sich in gleichem Maße wie die Spicula schwinden, mit Körnern beladen. Auch Minchin hat bei erwachsenen Asconen die Aufnahme von Karbonatpartikeln durch Porenzellen beobachtet. Wenn die Kalkentziehung in etwas vorgerückteren Stadien einsetzt, erscheinen nach Maas auch die Gastralzellen an der Aufarbeitung des bereits in den Spiculis fixierten Kalkes beteiligt. Auch sie werden dann von Granulis erfüllt, die die gleichen Reaktionen wie die in den dermalen Spiculoklasten zeigen. Eine solche Einschmelzung bereits gebildeter Skelettsubstanz hat Maas übrigens auch bei anderen kalkabsondernden Organismen, so z. B. auch bei Foraminiferen beobachtet. „Exemplare, die in karbonatfreiem Wasser gehalten wurden, waren noch in vollem Fressen und Verdauen der bereits früher aufgenommenen Nahrungskörper begriffen und doch wurde an ihnen die Schale nach und nach brüchig und schließlich auf ein Minimum von Kalksubstanz reduziert.“ (Maas.)

Literatur.

Spongien und Echinodermen.

1. ***Arévalo, C.***, *Investigaciones opticas sobre espiculas de algunas especies de esponjas espanolas. Bol. Soc. Espan. Hist. nat., Vol. 6 (1906), p. 368.*

1a. ***Becher, S.***, *Untersuchungen über nichtfunktionelle Korrelation in der Bildung selbständiger Skelettelemente. Zool. Jahrb. Spengel, Abt. f. allgem. Zool. u. Physiol., Bd. 31 (1911), p. 1.*

2. ***Bidder, G. P.***, *The skeleton and classification of calcareous Sponges. Proc. Roy. Soc. London, Vol. 64 (1899), p. 61.*

3. ***Blochmann, A.***, *Die Epithelfrage bei Cestoden und Trematoden, Hamburg 1896. (Intracellulare Kalkkörperbildung.)*

4. ***Bourne, G. C.***, *Studies on the structure and formation of the calcareous skeleton of the Anthozoa. Quart Journ. of micr. Sc., N. S. Vol. 41 (1899).*

5. ***Bowerbank, W.***, *On the anatomy and physiology of the Spongidae. I. On the spicula. Phil. Transact. Roy. Soc. London, Vol. 163 (1858), p. 279.*

5a. — *A Monograph of the British Spongiadae, 1864.*

6. ***Bowman, J. H.***, *A study in crystallisation. Journ. Soc. chem. Industry, Vol. 25 (1906).*

7. ***Burck, C.***, *Zur Kenntnis der Histologie einiger Hornschwämme etc. Inaug.-Diss. Heidelberg 1909.*

8. ***Bütschli, O.***, *Ueber die Einwirkung konzentrierter Kalilauge auf $CaCO_3$ und das sich dabei bildende Doppelsalz. Zool. Anz., Bd. 29 (1905), p. 428.*

9. — *Nochmals über die Einwirkung konzentrierter Kalilauge auf die Nadeln der Calcispongia. Ebenda, p. 641.*

10. — *Ueber Gaylussit und ein zweites Doppelsalz von Ca- und Na-Karbonat. Journ. f. prakt. Chem., N. F. Bd. 75 (1907), p. 556).*

11. — *Ueber die Skelettnadeln der Kalkschwämme (Entgegnung an Weinschenk). Cbl. f. Mineral., 1906, p. 12.*

12. — *Ueber die Einwirkung von konzentrierter Kalilauge und konzentrierter Lösung von K_2CO_3 auf $CaCO_3$ etc. Verhandl. d. Heidelberger Med.-naturhist. Vereins, N. F. Bd. 8 (1906), p. 277.*

13. — *Einige Beobachtungen über Kiesel- und Kalknadeln von Spongien. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 69 (1901), p. 235.*

13a. — *Untersuchungen über Strukturen, Leipzig, Engelmann, 1898.*

13b. — *Untersuchungen über organische Kalkgebilde. Abhandl. d. K. Ges. d. Wiss. zu Göttingen, Math.-phys. Kl., N. F. Bd. 6 (1908), p. 1.*

14. ***Carter, H. J.***, *A descriptive account of the freshwater Sponges (Spongilla) in the Island of Bombay. Ann. Mag. nat. Hist., (2) Vol. 4 (1849), p. 81.*

15. — *On the origin of the mother cell of the spicule in the Spongida. Ebenda, (4) Vol. 14 (1874), p. 100.*

16. — *Further instances of the Sponges-spicule in its mother cell. Ebenda, Vol. 19 (1877), p. 121.*

17. **Carter, H. J.,** *On the ultimate structure of Spongilla etc. Ann. Mag. nat. Hist., (2) Vol. 20 (1857), p. 91.*
18. — *On the nature of the seed-like body of Spongilla on the mother cell of the spicule etc. Ebenda, (4) Vol. 14 (1874), p. 97.*
19. — *Development of marine sponges etc. Ebenda, p. 321.*
20. **Chun, C.,** *Die Bildung der Skeletteile bei Echinodermen. Zool. Anz., Bd. 15 (1892).*
21. **Delage, Y.,** et **Hérouard, E.,** *Mésozoaires. Spongiaires. Traité de Zool. concrète, Paris, T. 1 (1899).*
22. — — *Spongiaires. Ebenda, T. 2 (1899).*
23. — *Embryogénie des Sponges. Arch. Zool. Éxperim., (2) T. 10 (1892), p. 345.*
24. **Driesch, H.,** *Die taktische Reizbarkeit der Mesenchymzellen von Echinus microtuberculatus. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 3 (1896), p. 362.*
25. **Dreyer, F.,** *Die Prinzipien der Gerüstbildung bei Rhizopoden, Spongien und Echinodermen. Jen. Ztschr., Bd. 26, N. F. Bd. 19 (1890), p. 203.*
26. — *Die Theorie der Biokristallisation, Jena, Engau, 1890.*
27. — *Ziele und Wege biologischer Forschung, beleuchtet an der Hand einer Gerüstbildungsmechanik, Jena, G. Fischer, 1892.*
28. **v. Ebner, V.,** *Ueber den feineren Bau der Skeletteile der Kalkschwämme nebst Bemerkungen über Kalkskelette überhaupt. Sitz.-ber. d. Wien. Akad., Bd. 95 (1887), I. Abt., p. 55.*
29. — *Die Lösungsflächen des Kalkspates und des Arragonits. Ebenda, Bd. 89 (1884), II. Abt.; Bd. 91 (1885), II. Abt.*
30. — *Mikrostruktur fossiler Seeigelstacheln. Jahrb. f. Mineral., Geol. u. Paläontol., Bd. 13, Beilageband (1900), Heft 2.*
31. **Evans, R.,** *The structure and metamorphosis of the larva of Spongilla. Quart. Journ. microsc. Sc., N. S. Vol. 42 (1899), p. 363.*
32. — *A description of Ephydatia blembingia etc. Ebenda, Vol. 44 (1900), p. 71.*
33. **Fewkes, J. W.,** *On the development of the Pluteus of Arbacia. Mém. Peadbody Acad. Sc., Vol. 1 (1881).*
34. — *Preliminary observations on the development of Ophiopholis und Echinarachnius. Bull. Mus. Harv. Coll., Vol. 12 (1886).*
35. — *Studies from the Newport Marine Labor. XVIII. On the development of the calcareous plates of Amphiura, XX. Idem of Asterias. Bull. of the Mus. of compar. Zool. at Harv. Coll., Vol. 13 (1887), No. 4, p. 107; Vol. 17 (1888), No. 1, p. 1.*
36. **Fischel, A.,** *Ueber Bastardierungsversuche bei Echinodermen. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 22 (1906), p. 97.*
37. **Fol, H.,** *Lehrb. d. vergl. mikrosk. Anat., Leipzig 1896.*
38. **Goette, A.,** *Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte von Spongilla, Hamburg und Leipzig 1886.*
38a **Haeckel, E.,** *Die Kalkschwämme. Eine Monographie, Berlin 1872.*
39. **Hammer, E.,** *Zur Kenntnis des feineren Baues und der Entwicklung der Calcispongien. Sitz.-ber. d. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, 1906.*
40. — *Ueber Sycandra raphanus. Verhandl. d. Dtsch. Zool. Ges., Jahrg. 16, 1906.*
40a. **Heider, K.,** *Zur Metamorphose der Oscarella lobularis. Arb. d. zool. Inst. Wien, Bd. 6 (1886), p. 175.*
41. **Heidinger, A.,** *Ueber einige neue Pseudomorphosen 9. Kalkspat in den Echiniden. Abhandl. d. Böhm. Ges. d. Wiss. Prag, 1843. p. 14.*
42. **Herbst, C.,** *Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwicklung der Tiere. I. Teil. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 55 (1892).*
43. — *Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwicklung der Tiere. II. Teil. Mitteil. a. d. zool. Station zu Neapel, Bd. 11 (1893).*
44. — *Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwicklung der Tiere. III.—VI. Teil. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 2 (1896), p. 455.*
45. — *Vorläufige Uebersicht über die Rolle der zur Entwicklung der Seeigellarven notwendigen anorganischen Stoffe. Verhandl. d. Nat.-med. Vereins zu Heidelberg, N. F. Bd. 7 (1902), Heft 3, p. 367.*
46. — *Ueber die zur Entwicklung der Seeigellarven notwendigen anorganischen Stoffe. I. Teil. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 5 (1877), p. 650 u. Bd. 7 (1898), p. 486.*
47. — *Ueber die zur Entwicklung der Seeigellarven notwendigen anorganischen Stoffe. II. Teil. Ebenda, Bd. 11 (1901), p. 617.*
48. — *Ueber die zur Entwicklung der Seeigellarven notwendigen anorganischen Stoffe. III. Teil. Ebenda, Bd. 17 (1904), p. 306.*

49. **Herbst, C.**, *Bedeutung der Reizphysiologie. Biol. Ctbl., Bd. 14 (1894), p. 656.*
50. — *Ueber das Auseinandergehen von Furchungs- und Gewebezellen in kalkfreien Medien. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 9 (1900), p. 424.*
51. **Hérouard, E.**, *Sur la formation des corpuscules calcaires chez les Holothuries. Compt. rend. Acad. Sc. Paris, T. 105 (1887).*
52. — *Recherches sur les Holothuries des cotes de France. Arch. Zool. expérim., (2) T. 7 (1887).*
53. — *Sur une loi de formation corpuscules calcaires etc. Bull. Soc. Zool. France, T. 27 (1902).*
54. **Hessel, J. F. C.**, *Einfluß des organischen Körpers auf den unorganischen, nachgewiesen an Encriniten, Pentacriniten und anderen Tierversteinerungen, Marburg 1826.*
55. **Hickson, S. J.**, *The anatomy of Alcyonium digit. Quart. Journ. of mier. Sc., (2) Vol. 37 (1895).*
56. — *On the development of Alcyonium. Rep. 64. Meel. Brit. Assoc. Adv. Sc., 1895.*
56a. **Hilger, A.**, *Mineralbestandteile der Echinodermen. Pflüg. Arch., Bd. 10 (1875), p. 211.*
56b. **Hutchinson, A.**, *On the mineral char. of the skeleton of Astroselera. Zool. result. Willey Cambridge, Vol. 6 (1902), p. 735.*
57. **Ijima, J.**, *Studies on Hexactinellida. Contribution I. Journ. Coll. Japan, Vol. 15 (1901).*
58. — *Studies on Hexactinellida. Contribution II. Ebenda, Vol. 18 (1904).*
59. **Keller, C.**, *Das Spongin und seine mechanische Leistung im Spongienorganismus. Festschr. f. Kölliker zum 50. Doktorjubiläum, 1891.*
60. — *Studien über Organisation und Entwicklung der Chalineen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 33 (1879).*
61. — *Die Spongienfauna des Roten Meeres. Ebenda, Bd. 52 (1891).*
62. **Kishinouye, K.**, *Note on the development of a Holothurian spicule. Zool. Anz., Bd. 17 (1894).*
63. **Kölliker, A.**, *Icones histologicae, I u. II, Leipzig, Engelmann, 1864.*
64. **Lendenfeld, R. v.**, *Die Tetractinelliden der Adria etc. Denkschr. d. Wiener Akad., Bd. 61 (1894).*
65. — *Das Hornfaserwachstum der Aplysinidae. Zool. Anz., Bd. 5 (1882), p. 634.*
66. **Lieberkühn, N.**, *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Spongillen. Müllers Arch., 1856, p. 399.*
67. — *Zusätze zur Entwicklungsgeschichte der Spongillen. Ebenda, p. 496.*
68. — *Neue Beiträge zur Anatomie der Spongien. Ebenda, 1859, p. 515.*
69. — *Beiträge zur Anatomie der Kalkspongien. Ebenda, 1864, p. 732.*
70. **Leydolt, E.**, *Ueber die Struktur und Zusammensetzung der Kristalle des prismatischen Kalkhaloïds nebst Anhang über die Struktur der kalkhaltigen Teile einiger wirbelloser Tiere. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., Bd. 19 (1856), p. 29.*
71. **Lister, J. J.**, *Astrosclera willeyana, the type of a new family of Sponges. Willeys zool. Results, No. 4 (1900), p. 459.*
72. **Loisel, G.**, *Contribution à l'histo-physiol. des Sponges. Journ. de l'Anat. et de la Physiol., 1898, p. 1.*
73. **Ludwig, H.**, *Entwicklungsgeschichte der Asterina gibbosa. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 37 (1882).*
74. — *Ueber die Rädchen der Synaptiden. Ebenda, Bd. 54 (1892), p. 350.*
75. — *Zur Entwicklungsgeschichte des Ophiurenskeletts. (Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 36 (1882).*
76. **Maas, O.**, *Ueber die Entwicklung des Syßwasserschwammes. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 50 (1890).*
77. — *Die Metamorphose von Esperia lorenzi etc. Mitteil. d. zool. Stat. zu Neapel, Bd. 10 (1892).*
78. — *Ueber Entstehung und Wachstum der Kieselgebilde bei Spongien. Sitz.-ber. d. Bayr. Akad. d. Wiss. München, Bd. 30 (1901).*
79. — *Zur Entwicklung der Tetractinelliden. Verhandl. d. Dtsch. Zool. Ges., 1909, p. 183.*
80. — *Ueber die sogenannten Biokristalle und die Skelettbildungen niederer Tiere. Sitz.-ber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. München, Bd. 16 (1900), p. 1.*
81. — *Ueber die Wirkung der Kalkentziehung auf die Entwicklung der Kalkschwämme. Ebenda, 1904, Heft 1, p. 1.*
82. — *Ueber die Einwirkung karbonatfreier und kalkfreier Salzlösungen auf erwachsene Kalkschwämme etc. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 12 (1906), p. 581.*

83. **Maas, O.**, *Ueber die Wirkung des Hungerns und der Kalkentziehung bei Kalkschwämmen etc. Sitz.-ber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. München, Vol. 23 (1907), p. 82.*
84. — *Die Auffassung des Spongienkörpers und einige neuere Arbeiten über Schwämme. Biol. Ctbl., Bd. 12 (1892), p. 566.*
85. — *Die Embryonalentwicklung und Metamorphose der Cornacuspongien. Zool. Jahrb., Abt. f. Morph., Bd. 7 (1893).*
86. — *Die Keimblätter der Spongien und die Metamorphose von Oscarella. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 63 (1898).*
87. — *Die Ausbildung des Kanalsystemes und Kalkskelette bei jungen Sykonen. Verh. d. Dtsch. Zool. Ges., 8. Jahrg. (1898).*
88. — *Die Weiterentwicklung der Sykonen nach der Metamorphose. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 67 (1900), p. 215.*
89. — *Ueber den Aufbau des Kalkskelettes der Spongien in normalem und in $CaCO_3$-freiem Seewasser. Verhandl. d. Dtsch. Zool. Ges., 1904, p. 190.*
89a. — *Ueber Involutionserscheinungen bei Schwämmen etc. Festschr. f. R. Hertwig, 1910, p. 95.*
90. **Marshall, F.**, *Untersuchungen über Hexactinelliden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 25, 1875, Suppl.*
91. **Metschnikoff, E.**, *Spongiologische Studien. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 32 (1879), p. 379.*
91a. — *Zur Entwicklungsgeschichte der Kalkschwämme. Ebenda, Bd. 24 (1874).*
92. **Minchin, E. A.**, *Materials for a monograph of the Ascons. I. On the origin and growth of the triradiate and quadriradiate spicules in the family Clathrinidae. Quart. Journ. microsc. Sc., (N. S.) Vol. 40 (1898), p. 469.*
93. — *Materials for a monograph of the Ascons. II. The formation of spicules in the genus Leucosolenia. Ebenda, Vol. 52 (1908), p. 301.*
94. — *Sponge-spicules. A summary of present knowledge. Spengels Ergeb. Fortschr. Zool., Vol. 2 (1909), p. 171.*
95. — *and* **Reid, D. J.**, *Observations on the minute structure of the spicules of calcareous Sponges. Proc. Zool. Soc. London, 1908, 2, p. 661.*
96. — *On the origin of the triradiate spicules of Leucosolenia. Proc. Rey. Soc., London, Vol. 58 B (1895), p. 204.*
97. — *Note on the larva and postlarval development of Leucosolenia etc. Ebenda, Vol. 60 (1896), p. 42.*
98. **Mortenson, T. H.**, *Zur Anatomie und Entwicklung der Cucumaria glacialis· Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 57 (1896).*
98a. **Müller, Fritz**, *Ueber Darwinella. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 1 (1865).*
99. **Nöldecke, B.**, *Die Metamorphose des Süßwasserschwammes. Zool. Jahrb., Abt. f. Morphol., Vol. 8 (1894).*
100. **Noll, F. C.**, *Beiträge zur Naturgeschichte der Kieselschwämme. I. Desmacidon Bosei. Abhandl. d. Senckenberg. naturforsch. Ges. Frankf., Bd. 15 (1888), p. 1.*
101. **Ord, W. M.**, *On molecular coalescence and on the influecne exercised by colloids upon the forms of inorganic matter. Quart. Journ. micr. Sc., (N. S.) Vol. 12 (1872).*
102. — *The influence of colloïds upon crystalline form and cohesion. London 1879.*
103. **Oestergren, H.**, *Ueber die Funktion der ankerförmigen Kalkkörper der Seewalzen. Zool. Anz., Bd. 20 (1897), p. 148.*
104. **Peter, E.**, *Sitz.-ber. d. Berlin. Akad., 1905, p. 884.*
105. **Pouchet, E.**, et **Chabry**, *Sur le développement des larves d'oursin dans l'eau de mer privée de chaux. Compt. rend. Soc. Biol. Paris, 1889.*
106. — — *De la production des larves monstrueuses d'oursin par privation de chaux. Compt. rend. Acad. de Paris, T. 108, p. 196.*
107. — — *L'eau de mer artificielle comme moyen tératogénique. Journ. de l'Anat. et de la Physiol., T. 3 (1890), p. 298.*
108. **Rainey, G.**, *On the mode of formation of shells of animals, of bone and of several other structures by a process of molecular coalescence etc., London 1858.*
109. — *Some further experiments and observations on the mode of formation and coalescence of carbonate of lime globules and the development of shell tissue. Quart. Journ. microsc. Sc., N. S. Vol. 1 (1861).*
110. **Ridley, S. O.**, *and* **Dendy, A.**, *„Monaxonida". Challenger Report, Vol. 20 (1887).*
111. **Rose, H.**, *Ueber die verschiedenen Zustände der Kieselsäure. Ann. d. Phys. u. Chem., Bd. 184 (1859), p. 1.*

112. **Roux, W.**, *Ueber den Cytotropismus der Furchungszellen des Grasfrosches. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 1 (1894), p. 48.*

113. **Schaffgotsch, F.**, *Ueber das spezifische Gewicht der Kieselerde. Ann. d. Phys. u. Chem., Bd. 144 (1846), p. 147.*

114. **Schaxel, J.**, *Das Zusammenwirken der Zellbestandteile bei der Eireifung etc. der Echinodermen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 75 (1910), p. 543.*

115. **Schmidt, O.**, *Spongien des Adriatischen Meeres, Leipzig 1862 und 1. Suppl., 1864.*

116. — *Zoologische Ergebnisse der Nordseefahrt. II. Spongien. Jahr.-ber. Komm. wiss. Untersuch. D. Meere, Bd. 2—3 (1875), p. 115.*

117. **Schulze, F. E.**, *Ueber Bau und Entwicklung von Sycandra raphanus. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 25 (1875), Suppl., p. 247.*

118. — *Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Spongien. IX. Die Plakiniden. Ebenda, Bd. 34 (1880), p. 407.*

119. — *Idem. X. Corticium candelabrum. Ebenda, Bd. 35 (1881), p. 410.*

120. — *Hexactinellida. In: Wiss. Ergeb. D. Tiefsee-Exped. der Valdivia 1898/99, Bd. 4 (1904).*

121. — *Die Hexactinelliden des Indischen Ozeans. I. Die Hyalonematiden, Berlin 1894. II. Die Hexasterophora, Berlin 1895. III. 1900.*

122. — *Die Hexactinelliden. Fauna arctica, Bd. 1, Jena, G. Fischer, 1900.*

123. — *Caulophaeus arcticus und Calycosoma gracile. Abhandl. d. K. Preuß. Akad. d. Wiss. Berlin, 1903.*

124. — *Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Spongien. VI. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 32 (1879), p. 130.*

125. — *und* **v. Lendenfeld, R.**, *Ueber die Beziehungen der Spongiennadeln. Abhandl. d. Berliner Akad., 1889.*

125a. — *Zur Stammesgeschichte der Hexactinelliden. Abh. d. Berliner Akad. 1887, p. 31.*

126. **Schultze, Max**, *Die Hyalonemen, Bonn 1860.*

126a. **Schurig, W.**, *Anat. d. Echinothuriden. Wiss. Ergeb. d. D. Tiefsee-Exped., Bd. 5 (1906), p. 291.*

127. **Selenka, E.**, *Beitrag zur Anatomie und Systematik der Holothurien. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 17 (1867) u. Bd. 18 (1868).*

128. — *Keimblätter und Organanlagen der Echiniden. Ebenda, Bd. 33 (1879).*

129. **Semon, Rich.**, *Beitrag zur Naturgeschichte der Synaptiden des Mittelmeeres. Mitteil. a. d. zool. Stat. zu Neapel, Bd. 7 (1887), Heft 3.*

130. — *Die Entwicklung der Synapta digitata etc. Jen. Ztschr., Bd. 22 (1888), p. 1.*

131. **Semper, C.**, *Reisen im Archipel der Philippinen, II. Teil, Bd. 1 (Holothurien), Leipzig 1876.*

132. **Sollas, J. B. J.**, *On the Sponges collected during the „Skeat“ Expedition in the Malay Peninsula 1899/1900. Proc. Zool. Soc., Vol. 2 (1902).*

133. — *The Sponge-fauna of Norway. Ann. and Mag. Nat. Hist., Ser. 5, Vol. 5 (1880) and Vol. 9 (1882).*

134. — *Report on the Tetractinellidae collected by H. M. S. Challenger. In Rep. Challenger, Vol. 25 (1888), Part 63.*

135. — *On the physical characters of calcareous and siliceous sponge-spicules and other structures. Sc. Proc. of the R. Dublin Soc., N. S. Vol. 4 (1885), p. 374.*

136. — *Note on the artificial deposition of crystalls of calcite in spicules of a calci-sponge. Ebenda, N. S. Vol. 5 (1886), p. 73.*

137. **Stelzner**, *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, 1864.*

138. **Sukatscheff, B.**, *Ueber den feineren Bau einiger Cuticulae und der Spongienfasern. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 66 (1899), p. 377.*

139. **Théel, H. G.**, *On the development of Echinocyamus pusillus. Nov. Act. Reg. Soc. Sc. Upsala, Ser. 3, 1892.*

140. — *Notes on the formation and absorption of the skeleton in the Echinoderms. Svensk. Vet.-Akad. Förh. Stockholm, 1894.*

141. — *Preliminary account of the development of Echinus miliaris. Bih. Svensk. Akad. Handl., Ser. 4, Bd. 28 (1902).*

142. **Thoulet, J.**, *Sur les spicules silicaux des éponges vivantes. Compt. rend. Acad. de Sc. Paris, T. 98 (1884), p. 1000.*

143. **Topsent, E.**, *Spongiaires de France. III. Monaxonidae. Arch. Zool. expér., Sér. 3, T. 8 (1900).*

144. **Vogelsang, H.**, *Die Kristalliten, Bonn 1875.*

145. **Vosmaer, G. C. J.**, *and* **Wijsman, H. P.**, *On the structure of some siliceous spicules of Sponges. Akad. Wet. Amsterdam Proc. 1905, p. 15.*

146. — *„Spongien“ in Klassen und Ordnungen von* **Bronn**, *Bd. 2 (1887).*

147. **Wallich, O.,** *On structural variation among the Difflugians Rhizopods. Ann. and Mag. of Nat. Hist., Vol. 35 (1864).*
148. **Weinschenk, E.,** *Ueber die Skeletteile der Kalkschwämme. Ctbl. f. Mineral., Geol. u. Paläontol., 1905, p. 581.*
149. **Weltner, W.,** *Spongillenstudien. Arch. f. Naturgesch., Bd. 67, 1907 (Beiheft).*
150. — *Bemerkungen über den Bau und die Entwicklung der Gemmulae der Spongilliden. Biol. Ctbl., Bd. 13 (1893).*
151. — *Süßwasserspongien von Celebes. Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 67 (1901), p. 187.*
151a. **Wijsmann, H. P.,** *Over d. bouw van sommelige Kieselspicula bij Sponges. Verslag van de gewone Akad. Amsterdam, I. Afd., Vol. 13 (1905), p. 733.*
152. **Woodland, W.,** *Studies in spicule formation. I. The development and structure of the spicules in Sycons etc. Quart. Journ. microsc. Sc., N. S. Vol. 49 (1906), p. 231.*
153. — *Idem. II. Spicule formation in Alcyonium digitatum. Ebenda, p. 283.*
154. — *Idem. III. On the mode of formation of the spicular skeleton in the pluteus of Echinus. Ebenda, p. 305.*
155. — *Idem. IV. The scleroblastic development of the spicules in Cucumaridae with a note relating to the plate and anchor spicules of Synapta. Ebenda, 1906, p. 533.*
156. — *Idem. V. The scleroblastic development of the spicules in Ophiuroidea and Echinoidea etc. Ebenda, Vol. 51 (1907), p. 31.*
157. — *Idem. VI. The scleroblastic development of the spicules in some Mollusca and in one genus of colon. Ascidians. Ebenda, p. 45.*
158. — *Idem. VII. The scleroblastic development of the plate and anchor spicules of Synapta and of the Auricularia larva. Ebenda, p. 483.*
159. — *A preliminary consideration as to the possible factors concerned in the production of the various forms of spicules. Ebenda, p. 55.*

V. Die Skelettbildungen der Korallen (Anthozoa).

Zieht man bloß den Bau und die Entwicklung der Skelettelemente in Betracht, so ist die Uebereinstimmung zwischen den Spongien und den Echinodermen so groß, daß eine gemeinsame Besprechung durchaus geboten erschien. Man braucht bloß an die Kristallskelette der letzteren und die Spicula der Calcispongien zu erinnern, um zahlreiche Analogien zu finden, aber auch das so charakteristische Verhalten der Calcoblasten bei der Entwicklung der Larvenskelette findet sein Gegenstück in der Gruppierung und Tätigkeit der Spongoblasten bei den Hornschwämmen. Einer viel größeren Mannigfaltigkeit begegnen wir bei den Korallen (Anthozoa) und zwar nicht nur bei den verschiedenen Gruppen der Ordnung, sondern auch schon innerhalb einer einzelnen Gruppe.

1. Die Skelette der Alcyonarien und Antipatharien.

Unter den Korallen nehmen die Alcyonarien nicht nur in allgemein morphologischer Hinsicht, sondern auch bezüglich der Struktur, Bildungsweise und chemischen Beschaffenheit ihrer Skelette eine besondere selbständige Stellung ein. Wie bei den Madreporarien (Steinkorallen) handelt es sich meist um mächtige, aus vielen tausend Individuen zusammengesetzte und durch Knospung entstandene Kolonien (Tierstöcke), deren Zusammenhalt durch ein reichliches, vorwiegend aus Mesoderm bestehendes Cönenchym (Cönosark) vermittelt wird, das seinerseits durch die Skelettbildungen gestützt und gefestigt wird. Auf der Oberfläche ist es von Ektoderm überzogen, im Inneren aber von meist reich ver-

ästelten und anastomosierenden Entodermkanälen, welche die hinteren Enden der einzelnen Individuen untereinander verbinden, durchzogen.

Im 18. und noch im Anfang des 19. Jahrhunderts betrachtete man allgemein die Skelette der Gorgoniden und der Antipathiden als dem Holze der Pflanzen analoge Bildungen. Erst später nach den Arbeiten von Ehrenberg, Dana u. a. erhielt die, allerdings nicht durch direkte Beobachtungen gestützte, hauptsächlich von Milne-Edwards und Haime vertretene Meinung Geltung, nach welcher die Achsengebilde der Alcyonarien und Antipathiden Epidermisausscheidungen seien, eine Ansicht, welche durch neuere Untersuchungen vollauf Bestätigung erhielt. Die Skelette aller Alcyonarien sind soweit bis jetzt bekannt Sekrete von Ektodermzellen. Bleiben diese in ihrer ursprünglichen Lage erhalten, so entsteht bei flächenhafter Ausscheidung von Skelettsubstanz auf der Außenseite der Polypen und ihrer Verbindungsstücke eine schützende Hülle (Hüllskelett). Wird dagegen das Skelett von einem nach innen wachsenden Epithel ausgeschieden, so daß es als innere Stütze oder Achse fungiert, so heißt es Achsenskelett. Als einfachste Skelettelemente treten auch bei den Alcyonarien isolierte Kalkspicula auf, die sich aber in wesentlichen Punkten von denen der Echinodermen (Holothurien) unterscheiden, wenngleich, wie wir sehen werden, ihre Bildung eine ganz entsprechende ist.

Hinsichtlich des Vorkommens und der Verbreitung der Spicula ist zu erwähnen, daß dieselben nicht nur im Cönenchym, sondern auch in allen Teilen der Polypen vorkommen können. Im ersteren sind die Kalkkörper in der Regel allerwärts zu finden, bisweilen (so bei *Pennatula*, *Pteroides*, *Funiculina*) erscheinen sie aber auf die Rinde beschränkt oder kommen im Inneren nur spärlich vor. In der Achse finden sich Spicula nur bei den Gattungen *Sclerogorgia*, *Mopsea*, *Melithaea*, *Solanderia* und *Corallium*. „Auf den ersten Blick erscheint es, wie Kölliker bemerkt, unmöglich, in der großen Mannigfaltigkeit der Formen der Kalkkörper irgend etwas Gesetzmäßiges zu finden, untersucht man jedoch dieselben genauer, so stellt sich doch nach und nach heraus, daß auch der Bildung dieser wechselnden Gestalten wahrscheinlich ein allgemeiner Plan zugrunde liegt, wenn es auch nicht gelingt, denselben in allen Fällen im einzelnen bestimmt nachzuweisen. „Selten glatt und dann spindel- oder walzenförmig, erscheinen die Kalkkörper der Alcyonarien meist warzig. Als Grundform betrachtet Kölliker einen mit 6 Ausläufern versehenen Körper (den „6-strahligen Kalkkörper") (Fig. 132a—c), der ein Stäbchen darstellt, an dessen beiden Enden in einer zur Längsachse senkrechten Ebene je 3 Fortsätze hervorsprossen, deren Stellung derart ist, daß die sie verbindenden geraden Linien ein gleichseitiges Dreieck bilden. Zugleich ist die Lage der Ausläufer der beiden Dreistrahler nicht übereinstimmend, sondern jeder Ausläufer eines Sternes entspricht einer Lücke des anderen, mit anderen Worten, es ist jeder Stern wie um 60° um den anderen gedreht. Solche typische 6-strahlige Spicula finden sich nicht eben häufig. Lacaze-Duthiers erwähnt dieselben als junge Formen der Spicula von *Corallium rubrum*, Kölliker beschreibt sie von *Isis*, *Paragorgia arborea*, *Erythropodium carybaeorum* u. a. Eine eigentümliche Form nehmen sie bei *Renilla* und *Penatula* an (Fig. 132d). Bei der ersteren sind die Spicula walzig, im Querschnitte zeigen sie aber drei abgerundete Kanten, welche in den Spicula eine spiralige Drehung erleiden, so daß jede Kante um 60° sich dreht und jede Gruppe von 3 Kanten am Ende der Spicula ebenso zur anderen Gruppe steht, wie die Sterne an den 6-strahligen Körpern von *Isis*.

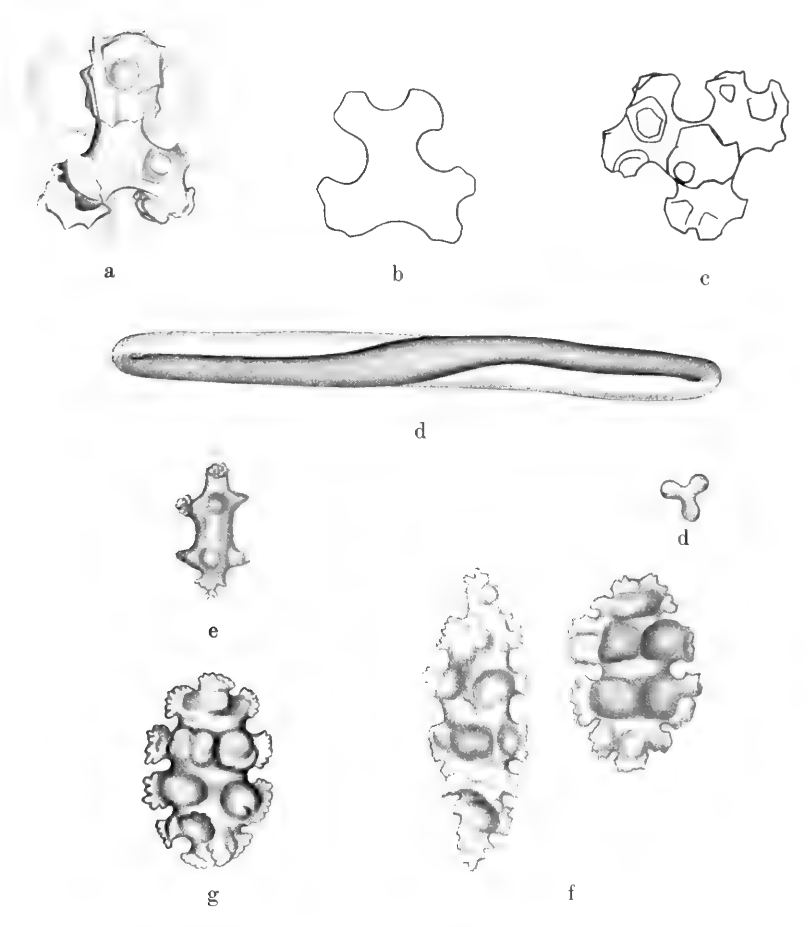


Fig. 132. a—c *Isis hippuris*. a Einfacher „Sechser". b und c Die Endflächen eines solchen Sechsers in ihrer natürlichen Lage zueinander, wie sie bei verschiedener Einstellung gesehen werden. d *Renilla americana*. Dreikantige Spindel, daneben im Querschnitt. e *Gorgonia fusco-purpurea*. Achter. f, g *Gorgonia fusco-purpurea*. Spindelformen. (Nach KÖLLIKER.)

Als eine zweite Grundform (bei *Corallium, Isis, Gorgonia fusco-purpurea, Alcyon. digitatum, A. flexibile* u. a.) bezeichnet KÖLLIKER 8-strahlige Kalkkörper oder Achter. Ein solcher entsteht aus dem Sechser dadurch, daß derselbe in der Richtung der Achse an beiden Seiten sich verlängert und zwei Ausläufer ansetzt (Endsprossen oder Achsensprossen), die in verschiedener Länge und glatt oder dornig auftreten können (Fig. 132 e).

Einfache warzige Dreistrahler in einer einzigen Ebene entwickelt fand KÖLLIKER bei *Solanderia Frauenfeldii*.

„Aus den beiden Grundformen der Sechser und Achter läßt sich nun die große Mehrzahl der zusammengesetzten Formen der Kalkkörper ableiten, doch ist es im einzelnen Falle oft schwierig, ohne Kenntnis der Entwicklungsgeschichte solcher Formen ihr Bildungsgesetz zu erkennen. In bezug auf das Längenwachstum der Kalkkörper ergibt sich nach KÖLLIKER ein einfaches Gesetz in der Weise

daß, während die End- oder Achsensprossen sich verlängern, immer neue Zonen von Seitensprossen auftreten, die stets ursprünglich aus drei Auswüchsen bestehen, die mit denen ihrer Nachbarzonen in der Stellung alternieren. So entstehen aus Achtern durch Verzweigung der Endsprossen Zwölfer mit 4 Zonen von je 3 Seitensprossen. Wachsen dann neuerdings Endsprossen hervor, so entstehen Vierzehner), Achtzehner, Zwanziger, Vierundzwanziger usw. Bezeichnet n eine Gruppe von 3 Seitensprossen und x die beiden Endsprossen, so läßt sich diese Wachstumsfolge durch die Formel

$$2n; (2n+x); 4n; (4n+x); 6n; (6n+x) \ldots$$

ausdrücken.

Immer und ohne Ausnahme stehen die Sprossen einer Zone alternierend mit denen der benachbarten und zeigen daher auch bei reicher warzigen Formen die Endzonen dieselbe alternierende Stellung ihrer Sprossen wie bei den Sechsern. (Kölliker, 20.) Die Gesamtform der Kalkkörper ist dabei entweder walzig oder, wenn, wie es häufiger der Fall ist, die Seitensprossen nach den Enden hin kleiner werden, spindelig (Fig. 133a—c). Doppelkeulen, Doppelsterne und Doppelkugeln bilden sich, wenn die Zonen der Seitensprossen an beiden Enden dicht beisammenstehen (Fig. 133d, f, g). Häufig kommen auch asymmetrische Gestalten vor, indem die beiden Enden der Kalkkörper sich ungleich entwickeln.

Das Dickenwachstum der Kalkkörper beruht im allgemeinen auf einfacher Apposition neuer Lagen. Vielfach nimmt hierbei die Zahl der Seitensprossen zu, und es entstehen nach und nach sehr unregelmäßige Formen, die schwer zu enträtseln sind. Die Vermehrung der Zahl der Sprossen einer Zone geht nach Kölliker stets von den ursprünglich vorhandenen 3 Sprossen aus und zwar meist in der Weise, daß jede derselben gleich einer Endsprosse sich verhält und wie diese immer neue Zonen von 3 Sprossen treibt. Indessen kommen auch Zweiteilungen vor, indem dieselben sowohl in der Längs- als in der Querrichtung der Kalkkörper in Doppelsprossen auswachsen. Die sekundären Sprossen bleiben oft klein und rücken nicht auseinander und dann entstehen mehr oder weniger warzige oder stachelige Sprossen (Fig. 133d, e). Anderenfalls treten die neuen Sprossen beim Wachstum auseinander und entwickeln sich zu getrenten selbständigen Bildungen, wodurch Kalkkörper entstehen, die mit einfachen glatten Sprossen mehr oder minder reich besetzt sind. Typische Zwillingsbildungen finden sich bei der Gattung *Plexaurella* (Fig. 133i, l), desgleichen Drillinge und Vierlinge (Fig. 133k). Manche Gattungen zeigen Spicula in der Gestalt von Doppelrädern (Fig. 133k) ähnlich den Amphidiscen der Spongien mit 2 oder 4 Platten, die aus der Verschmelzung platter Seitensprossen hervorgehen, wie an vielen Doppelrädern mit gezackten Platten zu sehen ist. Sehr sonderbare Formen finden sich bei den „Keulen", denen eine einseitige stärkere Entwicklung der Sprossen gemeinsam ist. Je nach der Form derselben unterscheidet Kölliker Stachelkeulen, Dütenkeulen, Blattkeulen und Schuppenkeulen (Fig. 133m—g).

Die biologische Bedeutung der Kalkkörper der Alcyonarien

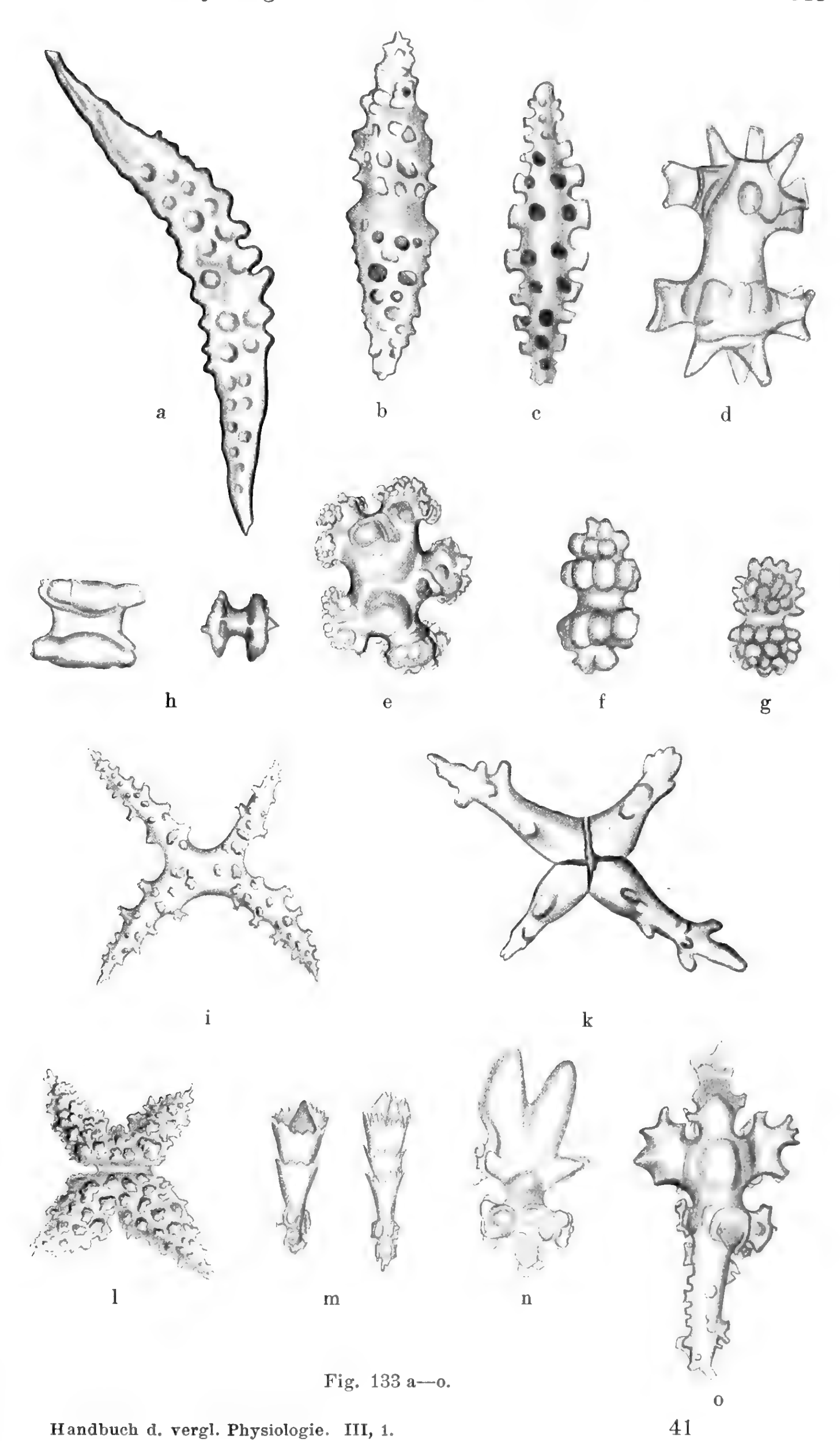
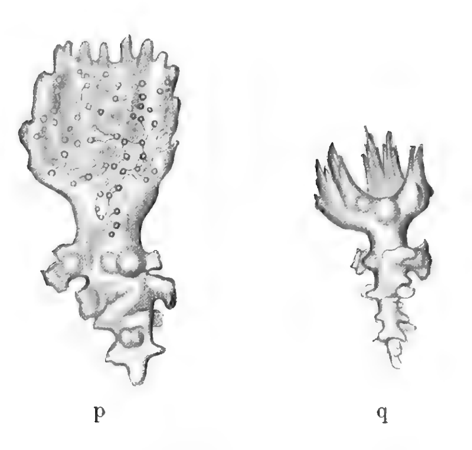


Fig. 133 a—o.



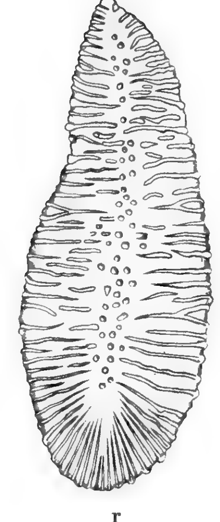
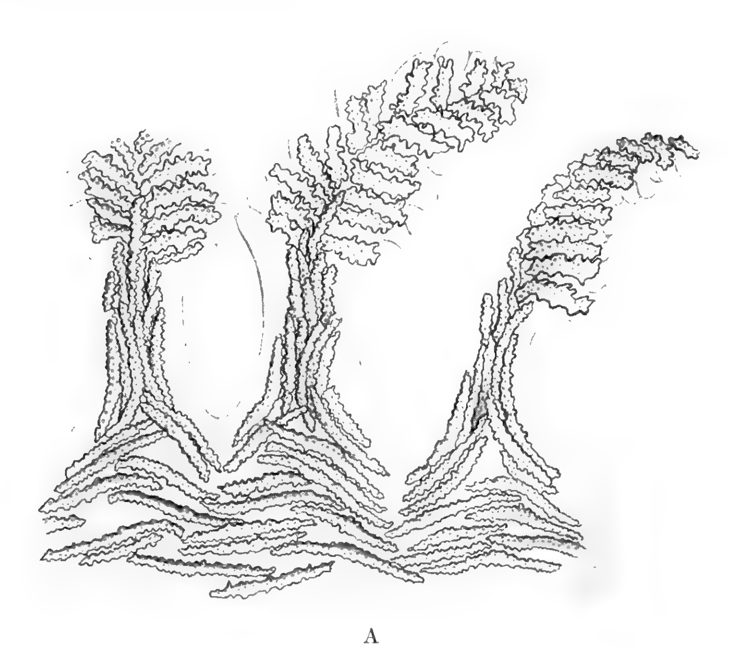


Fig. 133. Musterkarte von Spiculaformen verschiedener Alcyonarien (nach Kölliker). a *Melithaea retifera* (Bogenspindel), b *Verrucella guadelupensis* (flache Spindel), c *Gorgonia radula* (Spindel), d *Juncella juncea* (Doppelstern), e *Solanderia Frauenfeldi* (Fünfer), f *Gorgonella pseudo-antipathes* (warzige Doppelkugel), g *Verrucella guadelupensis* (Doppelkugel), h *Sclerogorgia verriculata* (Doppelrädchen), i und l *Plexaurella dichotoma* und *crassa* (Zwillingskörper), k *Briareum arboreum* (Vierling), m *Gorgonia papillosa* (Dütenkeulen), n *Plexaura antipathes* (Warzenkeule), o *Eunicea mammosa* (Stachelkeule), p *Plexaura salicoruoïdes* (Blattkeule mit Pilzen im Inneren), q *Eunicea succinea* (Stachelkeule), r *Eunicea* spez. Querschliff durch ein Spiculum. Die äußeren Wärzchen setzen sich mit Kalkfasern ins Innere fort.

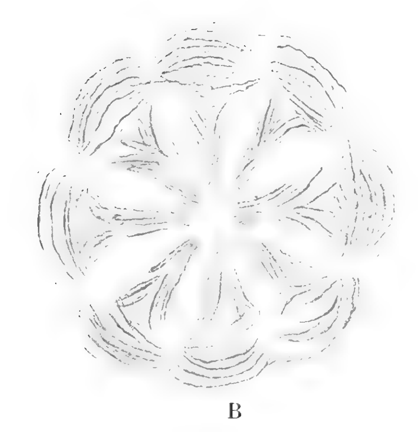
liegt ohne Zweifel vor allem darin, die Teile, welchen sie eingelagert sind, widerstandsfähiger zu machen.

In den vorstreckbaren Teilen der Polypenleiber finden sich bei vielen Gattungen (besonders Gorgoniden) Kalkkörper, die bis an und häufig auch in die Tetakel sich erstrecken. Sind die Polypen retrahiert, so bilden die äußersten dieser Spicula zierliche 8-strahlige Sterne (Fig. 134 B), die bei *Primnoa* schon dem bloßen Auge sichtbar sind und wie kleine Deckel der Polypenzellen erscheinen. Ein Blick auf die Figur läßt auch sofort die Anpassung der Form der Spicula an den Kontur des Weichkörpers erkennen. Daß es sich hier hauptsächlich um eine Schutzeinrichtung handelt, springt unmittelbar in die Augen. Ein weiteres schönes Beispiel für die stützende Rolle der Alcyonarien-Spicula liefern nach der Beschreibung von Genth (137a) die Kalkkörper der Polypen von *Solenogorgia tubulosa*. Auch hier handelt es sich um spindelförmige warzige Gebilde, welche soweit der Polypenleib mit seiner Zelle zusammenhängt, keine bestimmte Anordnung erkennen lassen. „Von der Stelle an aber, wo der Polyp bei völliger Ausbreitung frei über seine Zelle hervorragt, nehmen sie eine sehr regelmäßige Lage an und liefern äußerst zierliche Bilder (Fig. 134 A). An der Basis der freien Polypen liegen sie nahezu horizontal. Weiter nach oben weichen die Kalkkörper mehr oder weniger von dieser Lage ab und stellen sich zuletzt beinahe senkrecht. Diejenigen, welche hier den Uebergang bilden, sind zu gleicher Zeit stärker gebogen. Nach der Spitze zu nehmen sie an Zahl ab, so daß zuletzt nur noch einer übrig bleibt, welcher in der Mittellinie des Tentakels liegt. Senkrecht auf dieser Mittellinie nun liegen rechts und links von ihr eine Reihe von Kalkkörpern, die sich in die einzelnen Pinnulae des Tentakels einschieben. Sie sind zwar auch spindelförmig aber nicht so schlank, als die oben beschriebenen.“

Bei den Gorgoniden bilden die Kalkkörper an der Oberfläche des Cönenchyms oft eine besondere Rindenschicht, die in manchen Fällen (*Plexaura*) einem Zylinderepithel gleicht (Fig. 135 A). Vielfach sind dann diese Rindenspiculae, um ihrem Zweck, den Weichkörper zu schützen, noch besser zu genügen, am freien Ende mannigfach bewehrt. So findet man halbseitig stachlige oder warzige oder wie bei *Paramuricea* mit einem einzigen längeren Stachel versehene Formen. Immer stehen die Erhebungen frei nach außen.



A



B

Fig. 134. A *Solenogorgia tubulosa*. Kalkskelett einiger Tentakeln nach Behandlung mit Kalilauge. (Nach GENTH.)

B *Sclerogorgia verriculata*. Die Kalkkörper eines retrahierten Polypen in ihrer natürlichen Anordnung. Die 8 Züge entsprechen den 8 Tentakeln. (Nach KÖLLIKER.)

Besonders deutlich tritt die stützende Bedeutung der Spicula in solchen Fällen hervor, wo sie ein festes Achsengerüst bilden oder wenigstens bilden helfen. Dann sind sie alle langgestreckt und der Achse parallel gerichtet. Bisweilen greifen sie durch kurze seitliche Fortsätze so ineinander ein, daß sie, ohne vereinigt zu sein, ein festes

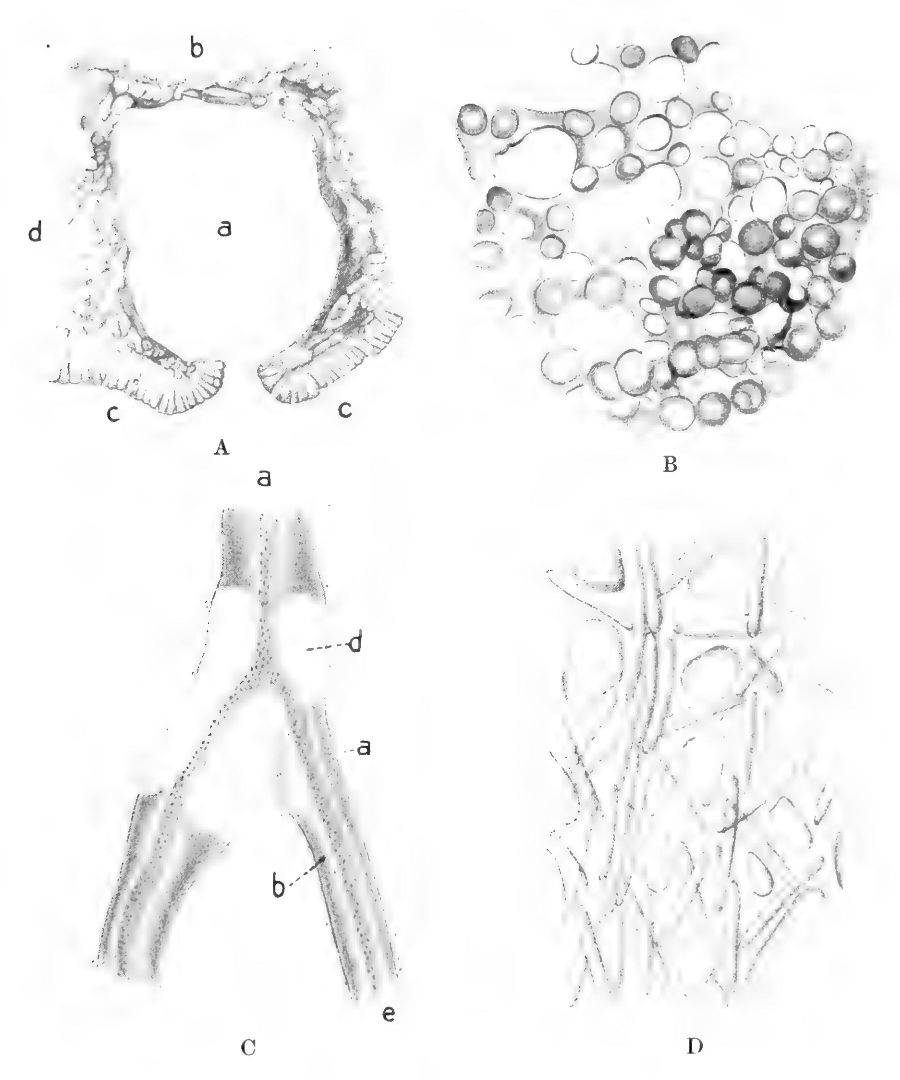


Fig. 135. A *Plexaura* sp. Teil eines Querschnittes durch das Cönenchym. *a* Polypenzelle, *b* innere Oberfläche des Cönenchyms, an die (nicht gezeichnete) Hornachse grenzend, *c* äußere Oberfläche mit palisadenartig angeordneten Spiculis. B *Melithaea coccinea.* Teil eines Internodiums (Querschliff) von der Grenze gegen die festere Achse, um die Verschmelzung der Kalkkörper zu einem Netzwerk zu zeigen. Das Ganze ist verkalkt, nur unterscheidet man noch die Stellen der Spicula an den dunkleren runden Massen. C *Mopsea dichotoma.* Längsschliff durch ein Aestchen. *a* Rinde mit Kalkkörpern, *b* starker verkalkter Teil der Achse, *d* weichere Zwischenglieder. D *Mopsea dichotoma.* Teil eines Längsschliffes durch ein Internodium (Hornsubstanz mit eingeschlossenen Spiculis). (Nach Kölliker.)

Gerüst bilden (*Solanderia*), in anderen Fällen wieder verschmelzen sie untereinander oder werden wenigstens durch eine feste hornartige organische Substanz miteinander verkittet. So scheinen die dicken Wände der Achsen der weichen Zwischenglieder von *Melithaea* und *Mopsea* (Fig. 135 C, D) zunächst nur aus einer Anhäufung walzenförmiger

glatter Kalkkörper zu bestehen. In Wahrheit liegen sie jedoch eingebettet in einer gelblichen homogenen Grundsubstanz, die dieselben in Form von dicken Scheiden umhüllt und in ihrem ganzen Verhalten mit der sogenannten Hornsubstanz der Gorgonidenachsen übereinstimmt. Im Gegensatz hierzu besteht die Rindenschicht der harten Glieder der Melithäaceen (Fig. 135 B) wesentlich aus verschmolzenen glatten Kalkkörpern von Walzenform ohne hornige Zwischensubstanz, so daß ein Netzwerk entsteht, in dessen Maschenräumen an Schliffen Luft enthalten ist

Ueber die Achse von *Corallium rubrum* besitzen wir eingehende Untersuchungen von LACAZE-DUTHIERS (22) und KÖLLIKER, l. c. Es läßt sich entwicklungsgeschichtlich nachweisen, daß dieselbe durch die Vereinigung von Spiculis und einer verkalkten Zwischensubstanz entsteht. Besonders deutlich tritt dies bei den Untersuchungen ganz junger Skelette hervor. Das, was die Kalkkörper zusammenhält, ist eine kristallinisch-streifige Masse (Kalkfasern KÖLLIKERS) die mit jenen nach dem Inneren der Achse hin sehr innig verschmilzt, doch erhalten sich Reste der Spicula in großer Menge in Gestalt dunkler länglicher Körper und finden sich selbst in der Kernmasse hier und da noch ziemlich gut begrenzte zackige Formen von rötlicher Farbe.

In bezug auf den feineren Bau der Kalkkörper der Alcyonarien bleibt zu bemerken, daß sie, wenn man etwa von der Achse der Corallinen absieht, eine organische Grundsubstanz besitzen, die nach vorsichtiger Entkalkung in gleicher Form zurückbleibt. Doch ist es nach KÖLLIKER nicht der ganze Körper, sondern nur eine dünne Rindenschicht, die übrig bleibt, während sich das Innere auflöst und daher anscheinend keine organische Substanz enthält. Was bei der Entkalkung der Spicula der Alcyonarien zurückbleibt ist „ein mehr oder weniger zartes cuticulaartiges Häutchen, während das Innere ganz und gar vergeht“. Nach v. KOCH (16) zeigen die voll entwickelten Spicula (bei *Gorgonia*) auf Schliffen und beim Zerbrechen kristallinische Gefüge. Durch sehr langsames Entkalken bleibt ein die Gestalt des Spiculums genau wiedergebendes organisches Skelett übrig, welches außerordentlich zart ist, sich aber färben läßt und dann aus konzentrischen, der Oberfläche parallel laufenden Blättern aufgebaut erscheint, die durch ein kaum sichtbares Gewebe miteinander verbunden sind Am besten erkennt man diese Struktur an dünnen Querschnitten der Spicula. Die anorganischen Teilchen zu isolieren ist viel schwieriger. Man kann die Spicula tagelang mit Kalilauge kochen, ohne daß sie ganz zerfallen. Dagegen wird an der Oberfläche schon nach kurzer Behandlung mit Kali die organische Membran zerstört und der Kalk erscheint dann bei sehr starker Vergrößerung nach v. KOCH in Gestalt winziger Kristalle, die sich durch Klopfen auf das Deckglas teilweise isolieren lassen. KÖLLIKER sah „bei langsamer Einwirkung von Säuren das Innere der Kalkkörper oft ganz und gar in kleine kristallartige Nädelchen und dann in Körnchen zerfallen“ (besonders schön bei *Pteroides griseum*). In den Spiculis von Alcyonarien sollen nach v. KOCH (13) die Kristalle konzentrisch und sehr regelmäßig angeordnet sein, „doch so, daß ihre Achsen sich mehr oder weniger kreuzen“. An den großen warzigen, deutlich geschichteten Kalkkörpern gewisser Gorgoniden (*Eunicea*, *Muricea*) sieht man auf Schliffen, daß jeder Warze eine zapfenförmige Fortsetzung ins Innere entspricht und fast bis

zur Mitte reicht (Fig. 133r). Bisweilen erscheinen die Kalkkörper der Alcyonarien und Gorgoniden lebhaft, und zwar meist rot gefärbt, so insbesondere in den feurig roten verkalkten Achsenskeletten von *Corallium* (Edelkoralle), sowie bei den Kalkkörpern von *Gorgonella sarmentosa* und *Gorgonia Cavolini.*

Wenn man von rein morphologischen Gesichtspunkten aus den Kalkkörpern der Alcyonarien eine gewisse Aehnlichkeit mit jenen der Holothurien kaum wird absprechen können, so erscheint es um so auffallender, daß in optischer Hinsicht ein ganz wesentlicher Unterschied besteht. Dana (3) hatte seinerzeit aus dem Verhalten der Kalkkörper der Polypen im polarisierten Lichte auf eine kristallinische Struktur derselben geschlossen. Später haben auch Quekett und Valentin erwähnt, daß diese Gebilde das Licht doppelt brechen und im polarisierten Lichte schöne Farben zeigen, was auch Kölliker (l. c. p. 120) bestätigte. Er glaubte, „daß die Endsprossen der einfachen „Sechser" den 6 Diagonalen eines Kalkspat-Rhomboëders entsprechen und daß ein solcher Sechser als ein unvollkommen ausgebildeter Rhomboëder angesehen werden kann". v. Ebner (4) gelang es aber nur in einem einzigen Falle (bei *Melithaea ochracea*) an gewissen stabförmigen Kalkkörpern der Haut festzustellen, daß sie sich wie einfache Kristalle verhalten. Was die Bildung der Spicula betrifft, so stellte Kölliker die intracellulare Entstehung derselben in Abrede und glaubte, daß sie sich frei in der Substanz des Cönenchyms bilden, und zwar durch eine Art von Kristallisationsprozeß. Er machte darauf aufmerksam, daß wie schon Robin (Chimie anatomique, Bd. 2, p. 237, Taf. 13, Fig. 3) wußte, der kohlensaure Kalk, wenn er aus organischen Flüssigkeiten (z. B. Harn) sich abscheidet „unter Umständen Formen annimmt, die denen der Kalkkörpor der Alcyonarien sehr ähnlich sind". Die intracellulare Entstehung der Alcyonarien-Spicula ist neuerdings von Woodland (27) sicher nachgewiesen worden, nachdem bereits v. Koch bei *Telesto* gesehen hatte, daß die erste Anlage eines Spiculums innerhalb einer zweikernigen Plasmamasse erfolgt (Fig. 136).

Bei *Alcyonium digitatum* stammen die Skleroblasten vom Ektoderm und liegen als rundliche, granulierte Zellen (Fig. 136 a, b) dicht unter der Oberfläche. Ein Spiculum tritt nun zunächst im Innern der Zelle als kleines rundes Körperchen auf und wächst in dieser Form zu beträchtlicher Größe heran. Erst mit der dann erfolgenden Zweiteilung des Kernes streckt sich der Kalkkörper in die Länge, wobei sich die beiden Enden verdicken und abrunden (Fig. 136c, d). Das ganze Gebilde gleicht nun in seiner Form etwa einem Kaudalwirbel. Die weitere Ausgestaltung besteht in dem Hervorwachsen von Fortsätzen an den beiden Enden, die sich mehr oder weniger aushöhlen, während die Fortsätze selbst sich unregelmäßig knotig verdicken. Normalerweise scheinen (wie bei manchen Holothurien) nie mehr als 2 Kerne vorzukommen, deren gemeinsame Plasmamasse das Spiculum bis zum Ende der Entwicklung wie ein dicht anliegendes Säckchen umhüllt.

Die rein hornigen Achsen (der Gorgoniden) sind ungegliedert, blaßgelb bis braun oder schwarz und mehr oder weniger biegsam. Sie lassen einen hellen weicheren Zentralstrang und eine dunklere geschichtete Rinde erkennen. Der erstere stellt eine Röhre dar, die durch Querscheidewände geteilt ist (Icones, Bd. 2, Taf. 13, Fig. 6 u. 10), welche, obschon aus Hornsubstanz gebildet, ein äußerst

dichtes Netzwerk feinster Fäserchen darstellen. Auch die zwischen je zwei Scheidewänden befindlichen Fächer enthalten außer Flüssigkeit ein ähnlich feines Netzwerk, das sie wie ein feinstes Schwammgewebe durchzieht. Auch die Rinde ist bei manchen Formen (l. c. Fig. 11) (*Paramuricea*) fächerig gebaut und besteht dann aus zweierlei Substanzen, einmal den gelben Hornlamellen und einer die Fächer ausfüllenden farblosen weicheren und sehr fein schwammigen Masse (KÖLLIKERS „Rinden-Schwammgewebe"). Die Fächer verlaufen alle der Länge nach, jedoch nirgends über größere Strecken; im Querschnitt zeigen sie die Form eines Halbmondes oder einer Halbkugel.

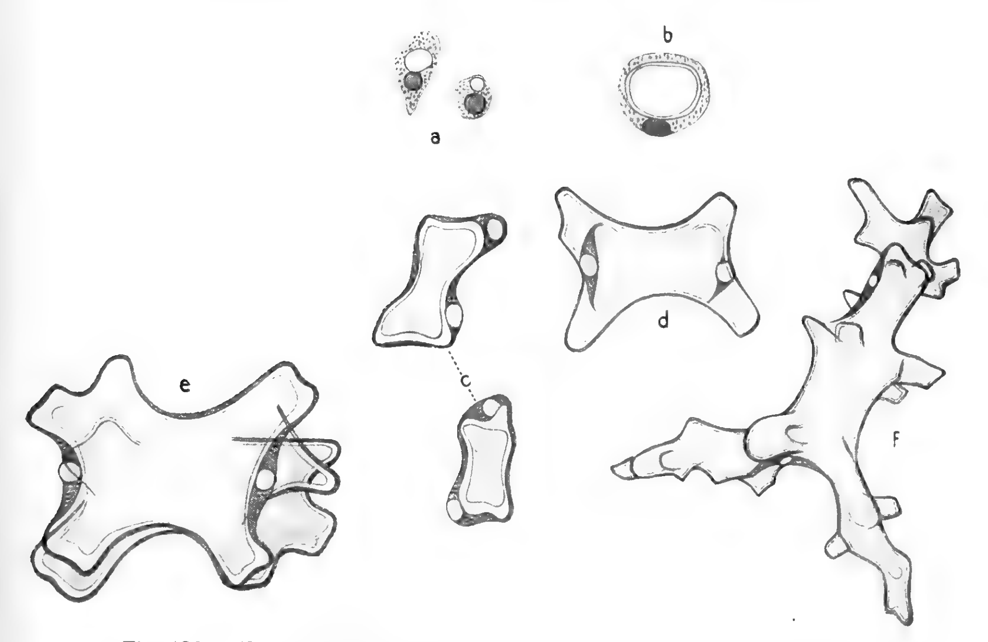


Fig. 136. *Alcyonium digitatum.* Entwicklung der Spicula nach WOODLAND. a—b erste Anlage. c Teilung der Bildungszelle, das Syncytium umschließt das Spiculum wie eine Haut (dunkel gehalten). d—e Kaudalwirbelform. f Fertiges Spiculum.

Meist enthalten die Hornachsen etwas kohlensauren Kalk, in manchen Fällen auch ziemlich reichlich Calciumphosphat und Sulfat. Ist der Aschengehalt beträchtlich (wie z. B. bei *Gorg. flabellum*, *ventilabrum*, *accrosa*, *sarmentosa*), so bleiben sie beim Glühen in ihrer Form erhalten als schneeweißer Rückstand. Bisweilen (z. B. bei *Plexaurella*) füllen sich die Hohlräume in der Rinde der sonst hornigen Achsen von Gorgoniden mit kristallinischem Kalk von strahligblätterigem Gefüge.

Nach BÜTSCHLI, welcher die Hornachsen (von *Antipathes* spec. und *Gorgonella sarmentosa*) mikroskopisch untersuchte, sollen die äußerst dünnen Schichten an vielen Stellen einen feinen Wabenbau zeigen. In der Flächenansicht zeigte sich oft eine deutliche schief gekreuzte Faserung, ähnlich wie bei Bastfasern. Alle Hornachsen der Gorgoniden fand KÖLLIKER einfachbrechend, während jene der sonst ganz ähnlich gebauten Antipatharien doppelbrechend sind.

Bezüglich der chemischen Zusammensetzung der „Hornachsen" darf ich auf v. Fürths Buch (5a) verweisen.

Ueber die Entstehung sind wir durch v. Kochs Untersuchungen einigermaßen unterrichtet (16). Ganz wie ähnliche Cuticularbildungen bei Arthropoden und Würmern werden auch die Hornskelette der Korallen stets von dem Ektoderm angehörigen Zellen, dem Achsenepithel, abgeschieden.

Bei *Gorgonia* hat v. Koch (16) das Auftreten des Achsenskeletts immer erst bei Larven beobachtet, die schon fertig gebildete Tentakel besaßen und sich wenigstens einige Wochen festgesetzt hatten. In seiner einfachsten Form stellt es ein dünnes, ziemlich unregelmäßig begrenztes gelbliches Häutchen dar, welches dem basalen Ende aufliegt und offenbar ein Produkt des Ektoderms ist. Häufig findet sich auf dem Basalplättchen schon ein kleines Höckerchen, welches in den Polypen hineinragt und als der Anfang der eigentlichen Achse anzusehen ist. Dieses Höckerchen ist bei älteren Polypen größer und besteht nun aus einzelnen dichten Hornlamellen, die schalenartig übereinander liegen und durch feine Fäserchen miteinander verbunden sind (ähnlich wie auch an den fortwachsenden Zweigspitzen). Es stellt dann schon eine kleine Achse vor, welche in die Polypenhöhlung hineinragt und nebst dem Teil des Ektoderms, welcher sie ausscheidet (Achsenepithel), von hyaliner Substanz umhüllt ist (l. c. Fig. 16). Bei weiterem Wachstum des jungen Polypen dringt diese von Ektoderm umhüllte Hornachse mehr und mehr in die Polypenhöhle vor, immer den zugehörigen Teil der Leibeswand vor sich herschiebend. Durch immer weitere Ablagerung neuer Schichten, entsteht dann eine gestreckte konische Achse, deren dichterer peripherer Teil an der Basis am dicksten ist und die durchzogen wird von einem zylindischen Kanal (Achsenkanal), den dünne uhrglasförmige Böden in eine große Zahl übereinanderliegender Kammern teilen. Bei ganz jungen Stöckchen von *Gorgonia* und an den Zweigspitzen kann dieser Vorgang regelmäßig beobachtet werden. Hier erscheint das Achsenende noch weich und durchsichtig und man erkennt den Aufbau aus einer Membran, die mit Flüssigkeit gefüllt ist und aus feinen Fasern, die von ihr ausgehend ein spongiöses Netzwerk bilden. Weiter basalwärts wird der Teil der Membran, der den Zylindermantel bildet, durch Auflagerungen, die das Achsenepithel ausscheidet, immer dicker und fester, so daß man noch weiter nach unten deutlich eine aus konzentrischen Lamellen bestehende äußere Hornschicht und einen inneren, von spongiöser Masse ausgefüllten und durch feine Querwände getrennten Kanal, den Achsenkanal unterscheiden kann. (Analogie mit dem Bau von Pflanzenstengeln, Mark und Rinde vgl. Haberlandt, Physiol. Anatomie.)

Das Wachstum des Achsenskeletts schreitet mit der Knospenbildung des Polypen immer weiter vor und so entsteht schließlich eine Kolonie von vielen Einzeltieren, die als äußerer Ueberzug des Achsenskeletts erscheint, während dieses letztere doch ein Produkt des ursprünglichen Ektoderms ist.

Für das Verständnis der Art und Weise, wie die Ausscheidung der Achse erfolgt, sind einige Beobachtungen von Interesse, welche zeigen, daß ganz ähnliche Ablagerungen auch ohne jede Beziehung zu der Achse vorkommen können. So fand v. Koch bei *Gorgonella* (l. c. Taf. 7, Fig. 39), daß ein Faden von einem Selachierei, der sich um einige Zweige eines Stockes geschlungen hatte, von der Rinde der *Gorgonella* überwachsen wurde, wobei dieselbe, die ganz normale Polypen trug, den Eifaden mit einer der Achse völlig gleichartigen Hornlamelle überzog.

Sehr interessant ist auch die von v. Koch gemachte Beobachtung, daß bei *Isis elongata* abwechselnd Horn- und Kalkschichten übereinander liegen, da sie den Beweis liefern, daß dieselben Achsenepithelzellen sowohl Horn- wie Kalksubstanz abzuscheiden imstande sind.

2. Das Skelett der Madreporarien.

Im Gegensatz zu den Gorgoniden und Antipatharien (Hornkorallen) zeigen sich die Skelette der Madreporarien (Steinkorallen) außerordentlich arm an organischer Substanz und ist außerdem die feinere Struktur der Hartteile bei den verschiedenen Gattungen fast völlig übereinstimmend. Nach den Untersuchungen von SILLIMANN (BÜTSCHLI, 2a) enthalten diese Skelette im Mittel 3—8 Proz. organische und 92—97 Proz. anorganische Substanz, von der das meiste kohlensaurer Kalk (Aragonit) ist. (Ein Analysenbeispiel bei KÖLLIKER, Icones, Bd. 2, p. 167.)

Der Umstand, daß namentlich bei den Steinkorallen die Skelette im Vergleich zum Weichkörper der Tiere so sehr in den Vordergrund treten, läßt es bis zu einem gewissen Grade begreiflich erscheinen, daß, abgesehen von den ausgestorbenen Formen, von denen ja nur die Skelette vorliegen, auch bei den rezenten, die zum Teil prachtvoll geformten Korallenstöcke, soweit sie aus toter Kalkmasse bestehen, viel früher einem eingehenden Studium unterworfen wurden, als die kleinen Tierindividuen, welchen jene ihre Entstehung verdanken. Aber auch dann, als man bereits den Bau der einzelnen „Polypen" hinreichend kannte, blieben die Beziehungen zwischen den Weichkörpern und dem Skelett noch überaus unklar und die Bildungsgeschichte des letzteren kann auch heute noch nicht als genügend aufgeklärt gelten. So wenig war es in der Zoologie „Mode", die Skelettelemente als Produkte lebender Zellen aufzufassen und so ein physiologisches Verständnis der Skelettbildung anzubahnen, daß man sich gewöhnlich begnügte, von einer „Verkalkung" einzelner Gewebe kurzweg und ohne jede Begründung zu sprechen. So findet man denn auch, daß sich der weitaus größte Teil der bekanntlich sehr zahlreichen Korallenwerke fast nur mit Systematik und mit der Beschreibung neuer Formen beschäftigt, während nur ganz wenige Autoren, darunter in erster Linie KÖLLIKER (l. c.), v. KOCH (11—19), v. HEIDER (7, 8) und Miss MARIA M. OGILVIE (24, 25) auch der Entwicklung und dem feineren Bau der Skelette ihre Aufmerksamkeit schenken.

Zum Verständnis des Folgenden soll nur in aller Kürze auf den Bau des Weichkörpers der einzelnen Korallentiere (Polypen) und sein Verhältnis zu dem Skelett eingegangen werden.

„Die junge noch skelettlose Koralle, welche sich mit dem aboralen Körperende festgesetzt hat, scheidet aus dem Ektoderm ihrer Fußscheibe eine Fußplatte aus (Fig. 137), die also das Ektoderm des Fußes mit der Unterlage verbindet. Dann erheben sich auf der Fußplatte allmählich, durch Ausscheidung von Kalk vom Ektoderm fortwachsend, radiär angeordnete, senkrecht stehende Leisten (Sternleisten, Sklerosepten). Diese sind natürlich allseitig von Ektoderm überkleidet und drängen die Fußscheibe in ebenso vielen Falten in die Darmhöhle vor. In ähnlicher Weise entsteht zum Teil durch Verschmelzen der peripheren Enden der Sternleisten, zum Teil vielleicht auch durch Erhebung eines ringförmigen Walles von der Fußplatte aus ein Kalkrohr, das Mauerblatt, welches ebenso die basale Leibeswand faltenförmig in die Darmhöhle emporhebt, wie es die Sternleisten tun. Durch die Bildung des Mauerblattes wird die Darmhöhle in einen peripheren, außerhalb des Mauerblattes liegenden und in einen zentralen Teil abgeteilt, welche oberhalb des freien Randes des Mauerblattes ineinander übergehen. In der Achse der Koralle erhebt sich häufig auf der Fußplatte ein Kalkzapfen, der in die Darmhöhle vorragt, die Columella. Die Sternleisten können mit dieser letzteren

verschmelzen, sie können auch nach außen über das Mauerblatt als Rippen hervorragen. Indem die Ausscheidung von Kalk durch das Ektoderm auch rings um die Basis der Leibeswand erfolgen kann, entsteht die Außenplatte, die also nur innen von Ektoderm ausgekleidet ist und sich als ein äußerer ringförmiger Kalkwall mehr oder weniger hoch über die Fußplatte erhebt. Die peripheren Enden der Sternleisten können sich auch, natürlich nur unter Durchbrechung der Leibeswand mit der Außenplatte vereinigen, ja es kann das Mauerblatt ganz oder teilweise, unter Verdrängung der dazwischen liegenden Weichteile, mit der Außenplatte verschmelzen. Die Sternleisten entsprechen ihrer Lage nach nie den gewöhnlichen Septen (Sarcosepten), sondern wechseln mit diesen ab, so daß ein Scleroseptum immer in der Mitte zwischen zwei Sarcosepten, ein Sarcoseptum immer in der Mitte zwischen zwei Sclerosepten liegt“ (A. Lang).

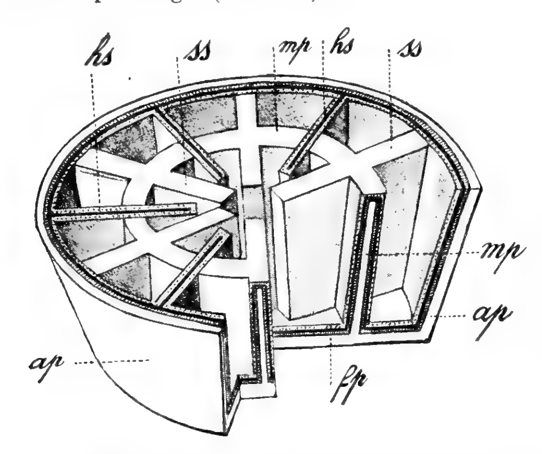


Fig. 137. Schematische Darstellung des Aufbaues einer Steinkoralle (Madreporarie), nach v. Koch. Nur der untere, aborale Teil des Körpers ist berücksichtigt. *pf* Fußplatte, *ap* Außenplatte, *mp* Mauerblatt, *ss* Sklerosepten, *hs* Sarcosepten; weiß: Kalkskelett, schraffiert: Ectoderm, schwarz: Mesoderm, punktiert: Entoderm.

Ueber den feineren Bau der Madreporarien-Skelette sind wir hauptsächlich durch die Untersuchungen v. Kochs (l. c.) und v. Heiders (l. c.) orientiert. In sehr ausführlicher Weise ist derselbe Gegenstand neuerdings von Miss Maria Ogilvie (l. c.) behandelt worden.

Nach Kölliker bestehen alle Madreporarien-Skelette „aus unregelmäßig prismatischen Kalkfasern oder Kalknadeln ...., die in gewissen Fällen (am schönsten bei *Oculina diffusa*) an bestimmten Stellen wirkliche Kristalle zu sein scheinen, auf jeden Fall aber von kristallinischer Beschaffenheit sind“. Diese Kalkfasern sind so gruppiert, daß sie bald sternförmige Figuren (Fig. 138), bald federartige Zeichnungen bewirken und stehen im allgemeinen senkrecht auf der Längsachse der Schichtungslinien, die in einzelnen Fällen in Intervallen von 0,002—0,004 mm sehr regelmäßig sich wieder-

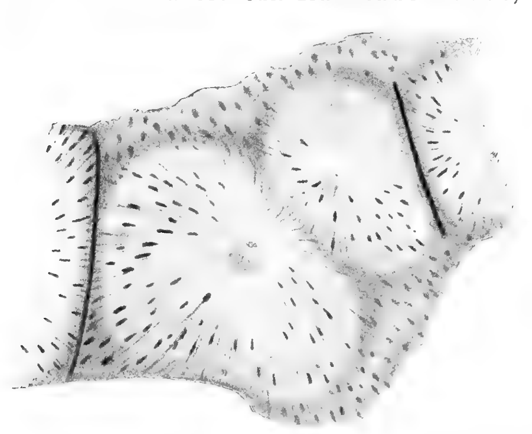


Fig. 138. *Astraea* spez. (Koralle). Teil eines Querschliffes eines Polypariums. Sternförmig gruppierte Kalknadeln mit kleinen lufthaltigen Lücken. (Nach Kölliker.)

holen. Sehr häufig sind endlich kleine dunkle Lücken oder Flecken, „die reihenweise zwischen den Kalkfasern stehen“.

Betrachtet man einen Querschliff eines Madreporarien-Skeletts (etwa von *Galaxea*) bei schwacher Vergrößerung, so erkennt man meist deutlich in der Mitte jedes Septums wie auch in der Mauerplatte einen im durchfallenden Lichte dunklen Streifen, der vielfach unterbrochen erscheint, so daß eigentlich eine dunkle Punktreihe entsteht. Zu beiden Seiten liegt hellere Kalkmasse von deutlich strahligem Gefüge (Fig. 139). Bei stärkerer Vergrößerung erkennt man, daß dieselbe einen

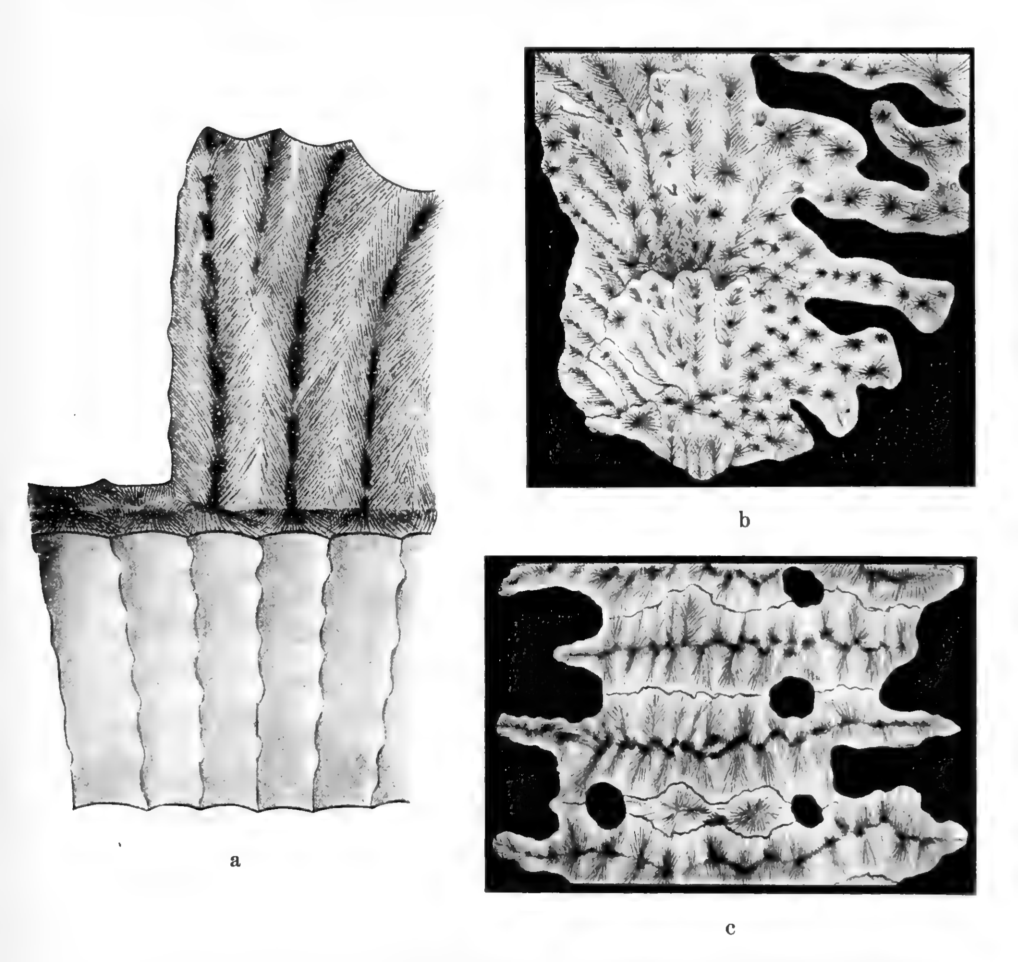
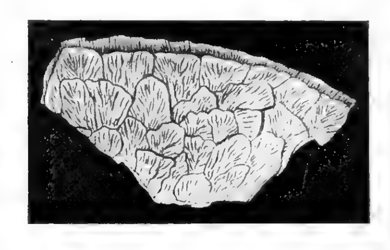
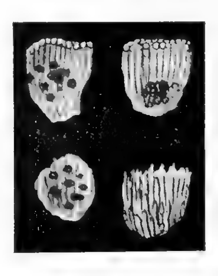


Fig. 139. a *Galaxea*. Struktur eines Septums (perspektivisch dargestellt. b *Fungia*. Schrägschliff durch ein Septum (sphäritische Struktur). c *Lophoseris*. Schliff durch das Kalkskelett. (Nach Miss OGILVIE.)

deutlich lamellös geschichteten Bau aufweist, während die erwähnten dunklen Punkte oder Flecken unverkennbar als „Zentren“ des strahligen Gefüges erscheinen, welches, wie erwähnt, bereits von KÖLLIKER beschrieben wurde. Auch v. HEIDER fand dünne Schliffe (von *Cladocora*), bestehend „aus dicht aneinander gelagerten Nadeln, welche um Zentren gelagert sind, die in einigen Fällen hohl schienen“. Die Grenzen, wo die einzelnen Nadelsysteme aneinander stoßen, sind sehr brüchig und

es entstehen bei Schliffen in deren Richtung oft Spalten und Sprünge. Auch v. Koch beschreibt das Madreporarien-Skelett als „zusammengesetzt aus kristallinischen Sphäroïden, welche entweder direkt vermittels ihrer peripherischen Kristallenden untereinander verbunden sind oder durch kleine isolierbare Kristalle miteinander verkittet werden". Bei hinreichend starker Vergrößerung erkennt man, daß jede einzelne Lamelle der geschichteten Kalkmasse aus lauter kleinen Gruppen parallel oder wenig divergent nebeneinander liegender, senkrecht zur Fläche der einzelnen Anwachsschichten gerichteter, kurzer Kalkfäserchen besteht, deren Enden in den aufeinanderfolgenden Lamellen aufeinander stoßen, woraus sich auch die radiäre, von den einzelnen dunklen, axialen „Zentren" ausgehende Strahlung erklärt. Sehr bemerkenswert ist die Struktur der oberflächlichsten, d. h. also jüngsten Schicht des Kalkskeletts. Sowohl die Oberfläche der Septen wie auch die aller anderen Skeletteile zeigt sich bedeckt mit einer zusammenhängenden Lage von kleinen Kalkschüppchen. Jedes solche Schüppchen enthält eine größere Zahl von Kalkfasern, welche wie die Schüppchen selbst schräg nach aus- und aufwärts von der Fläche des Septums gerichtet sind. An den allerdünnsten Kalkdissepimenten aus dem Cönenchym von *Galaxea* gelang es M. Ogilvie nicht nur zu zeigen, daß jede einzelne Anwachslamelle aus solchen Elementen aufgebaut ist, sondern diese auch völlig zu isolieren (Fig. 140). Sie erweisen sich dann als zellen-







a b

Fig. 140. *Galaxea.* a Kalkschüppchen (Calicoblasten) von der Oberfläche eines Septums. b Solche isoliert in verschiedenen Stadien der Verkalkung. (Nach Miss Ogilvie.)

ähnliche Gebilde, die eigentlich nur aus je einem Büschel feinster Kalkstäbchen bestehen, welches entweder allein vorhanden oder noch von Resten körniger, organischer Substanz begleitet ist.

„Each lamina (average width 0,003 to 0,005 mm) is a deposit of calicoblasts, the wary outline corresponding to originally separate cells."

Der erste, welcher die Bedeutung gewisser zelliger Elemente, die, wie sich später herausstellte, ausschließlich dem Ektoderm angehören, für den Aufbau der Madreporarien-Skelette, erkannte, war v. Heider (l. c.). Er beschrieb zuerst bei *Cladocora* an Schnitten von entkalkten Polypen als der früheren Kalksubstanz des Skeletts unmittelbar aufliegend eine Schicht „zarter, rundlicher oder spindelförmiger Zellen", welche an Osmiumpräparaten fein granuliert und meist mit einem Kern versehen sind. v. Heider nannte diese Zellen „Chalicoblasten", da er sie für diejenigen Elemente der Koralle ansieht, welche „entweder sich direkt in die Kalksubstanz umwandeln oder wenigstens diese letztere absondern" (vgl. v. Heider, 8, Taf. 2, Fig. 10). In der Folge gelang es v. Heider bei *Dendrophyllia*

in gewissen Chalicoblasten, welche keilförmig mit ihrem spitzen Ende gegen das Mesoderm gewendet waren und einen Kern nicht mehr zeigten, äußerst feine (Kalk-)Stäbchen im Innern zu erkennen. Dieselben waren fast eben so lang als die Zelle selbst, welche sie einschließt und strahlig nebeneinander gelagert, so daß sie gegen die Zellspitze konvergieren. „Wenn man, so fährt v. HEIDER weiter fort (l. c. p. 170), an feinen Schliffen von Korallenskeletten bei starker Vergrößerung das strahlige Gefüge der Kalksubstanz betrachtet und damit die eben erläuterten Chalicoblasten vergleicht, so wird der Zusammenhang zwischen beiden unverkennbar und man kann sich ungefähr ein Bild machen, wie die Kalksubstanz abgelagert wird.“ v. HEIDER ist daher der Ansicht, „daß die anfänglich protoplasmatischen Chalicoblasten in ihrem Inneren feine Kalknadeln ausscheiden, welche sich an benachbarte, schon gebildete Nadeln in dem Maße anlagern, als das Protoplasma der Zellen schwindet. Ziemlich gleichzeitig mit v. HEIDER bemerkte auch v. KOCH, daß bei *Mussa* zwischen dem kristallinischen Kalk, welcher die Septen zusammensetzt und der hyalinen (mesodermatischen) Bindesubstanz, welche denselben umgibt, sich Zellen finden, welche eine zusammenhängende Schicht bilden. Später konstatiert v. KOCH Zellen von gleicher Lage und Beschaffenheit auch bei anderen Madreporarien. Offenbar hat die Frage, ob diese Zellen, deren Natur als Ektodermzellen v. KOCH über jeden Zweifel sicherstellte, Kalk ausscheiden bzw. als Ganzes verkalken, eine große prinzipielle Bedeutung, denn bis dahin hatte man angenommen, daß die Kalkgerüste der Madreporarien Produkte der Bindesubstanz (des Mesoderms) seien.

Den sichersten Aufschluß mußten offenbar Untersuchungen über die erste Entwicklung der Korallenskelette bieten. v. KOCH (14) wählte als sehr geeignetes Untersuchungsobjekt *Asteroïdes calycularis*, eine Koralle, deren Entwicklung, zum Teil, bereits von LACAZE DUTHIER studiert wurde. Die ersten Andeutungen des Skeletts treten immer erst einige Zeit nach dem Festsetzen der ursprünglich frei schwimmenden flimmernden Larve auf und zwar in der Form einer zwischen der Unterlage und dem Ektoderm der Aboralfläche der Larve gelegenen ringförmigen, also im Zentrum durchbrochenen Scheibe von kohlensaurem Kalk (Fig. 141 a). Dieselbe erscheint zusammengesetzt aus sphäroïden Stücken, welche, wie ihr Verhalten im polarisierten Licht beweist (Fig. 141 c, e, f), konzentrisch geschichtete, typische Sphärokristalle darstellen. Die einzelnen Sphären sind ungleich groß und zwar am Rande am kleinsten in der Mitte am größten. Wo sie dicht beisammen liegen, nehmen sie polyedrische Form an und nur im Umkreis der Lücken, die sich in jüngeren Skelettplättchen oft finden, sowie in der Nähe des Randes und des Zentrums erscheinen sie frei ausgebildet. Die räumliche Beziehung dieser „Sphäroïde“ zu den zylindrischen Ektodermzellen zeigt Fig. 141 g.

v. KOCH betrachtet dieselben demgemäß als „Ausscheidungen“ der betreffenden Zellen im Gegensatz zu v. HEIDER und M. OGILVIE, welche eine intracellulare Kalkbildung annehmen, so daß schließlich die Zelle selbst als Ganzes verkalkt und an dem Aufbau des Skeletts teilnimmt. In ganz ähnlicher Weise vollzieht sich die Anlage des Skeletts bei *Caryophyllia cyathus* (v. KOCH, 18). „Die jüngsten Stadien des Skeletts bestehen allein aus der Basalplatte, welche, wie bei

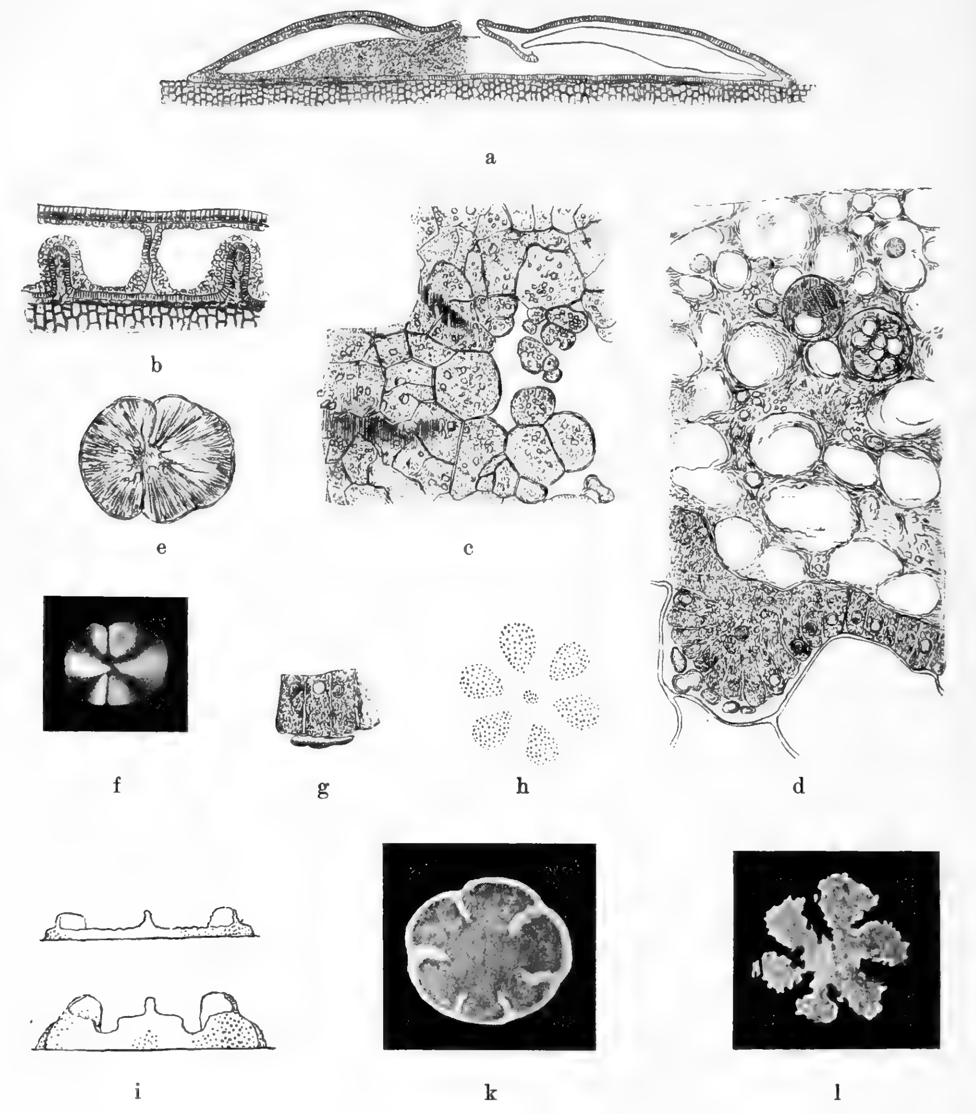


Fig. 141. a—g *Asteroides calycularis*. a Radialschnitt einer Larve, die sich auf Kork festgesetzt hatte. Die erste Anlage des Skelettes liegt zwischen Ektoderm und Kork in Gestalt kleiner Kalkkonkremente. b Teil eines etwas exzentrischen Schnittes durch eine etwas ältere Larve. Eine Scheidewand und 2 junge Septen sind durchschnitten. Das Verhältnis des Ektoderms zum Skelett tritt deutlich hervor. c Untere Ansicht eines Stückes der Basalplatte einer Larve, die wenig älter als bei a war, aber schon Sternleisten zeigte, welche dunkel durchschimmern (sphäritischer Aufbau). d Teil des Querschnittes, b) stark vergr. Man sieht zwischen den Korkzellen und den zylindrischen Ektodermzellen außerhalb der letzteren typische Calcosphäriten. e Ein einzelner Sphärit stark vergrößert. f Derselbe zwischen gekreuzten Nicols. g Drei Ektodermzellen aus a mit einem ausgeschiedenen Sphäriten, im Querschnitt gesehen.

h—l *Caryophyllia cyathus*. h Anlage der Basalplatte bei einer Larve. i Seitenansicht von jungen Skeletten in zwei verschiedenen Altersstadien. k Skelett noch etwas älter (6 Septen und Mauerblatt). l Basalplatte etwas älter als in h. (Nach v. Koch.)

Asteroïdes, aus kristallinischen Körperchen von 0,005—0,008 mm Durchmesser (Sphäriten) zusammengesetzt ist, aber nicht wie dort eine ringförmige Zone bildet, sondern aus sechs nahezu dreieckigen Feldern und einem von jenen umgebenen zentralen Feldchen besteht (Fig. 141 h). Durch Hinzukommen von neuen Kalkkörperchen vergrößern sich die Dreiecke sowohl nach ihrer Dicke als auch nach ihrer Fläche ebenso wie das mittlere Scheibchen, bis endlich alle 7 Stücke zu einem 6-strahligen Stern verschmelzen (Fig. 141 l)." (v. KOCH.) Die Weiterentwicklung des Skelettes erfolgt nun durch Vervollständigung und Vergrößerung der eben gebildeten basalen Scheibe (Fußscheibe) und durch Anlage der Sternleisten oder Septen (Fig. 141 k, i) in Gestalt von sechs radial gestellten kleinen kantenförmigen Erhebungen.

Wenn man die Abbildungen v. KOCHS betrachtet, so kann es nicht zweifelhaft sein, daß bei der ersten Entwicklung der Madreporarien-Skelette Kalkablagerungen in Gestalt typischer Sphärokristalle die wesentlichste Rolle spielen; auch gewinnt man den Eindruck, daß dieselben, wie es ja zumeist der Fall ist, außerhalb der Bildungszellen in einem von diesen abgeschiedenen Sekrete entstehen, während v. HEIDER und Miss OGILVIE die Kalkfasern im Innern von Ektodermzellen entstehen lassen. In Uebereinstimmung mit v. HEIDER findet auch KREMPF (21), daß die Skelettmasse der Steinkorallen (Genus *Seriatopora*) aus zahllosen, dicht aneinander gelagerten Kalkschüppchen sich aufbaut, deren jedes wieder aus einem Bündel von Kalknadeln besteht. Bei vorsichtiger Behandlung mit Säuren bleibt ein zartes Netzwerk von organischer Substanz zurück, welches den Eindruck macht, als wäre die ganze Masse aus Zellen zusammengesetzt. Gleichwohl leugnet KREMPF durchaus, daß jene Kalkschüppchen als verkalkte Zellen anzusprechen wären, denn es gelang ihm niemals, Reste eines Kernes nachzuweisen. Er beschreibt eingehend die Entwicklung jener kalkigen Elemente und faßt seine Ansicht in folgenden Sätzen zusammen: „On peut considerer chaque territoire cellulaire de la couche à calicoblastes comme fonctionnant à la facon d'une glande à sécretion merocrine, contrairement à l'hypothèse DE HEIDER et conformement à celle DE KOCH, mais d'une glande a sécretion figurée entièrement élaborée à son interieur conformeent aux vues du premier et contrairement à celles du second." (Vgl. die kritischen Bemerkungen von Miss OGILVIE, 24.)

Literatur.

Korallen.

1. **Bourne, G, C.**, *On the anatomy of Mussa and Euphyllia and on the morphology of the Madreporarian skeleton. Quart. Journ. of micr. Sc., Vol. 109 (1887), p. 25.*
2. — *Studies on the structure and formation of the calcareous skeleton of the Anthozoa. Ebenda, Vol. 41 (1899).*

2a. **Bütschli, O.**, *Untersuchungen über organische Kalkgebilde. Abh. d. K. Ges. d. Wiss. zu Göttingen, Math.-phys. Kl., N. F. Bd. 6 (1908).*

3. **Dana, E.**, *Exploring expedition of Captain Wilke's „Zoophytes" 1846. Atlas, 1849, Philadelphia.*
4. **Ebner, V. v.**, *Ueber den feineren Bau der Skeletteile der Kalkschwämme nebst Bemerkungen über Kalkskelette überhaupt. Sitz.-ber. der Wiener Akad., Bd. 95, I. Abt. (1887), p. 55.*
5. **Fowler, G. H.**, *The anatomy of the Madreporaria. Quart. Journ. of micr. Sc., I, Vol. 25 (1885); II, Vol. 26 (1886); III, Vol. 27 (1887); IV, Vol. 28 (1888); V, Vol. 29 (1889).*

5a. **Fürth, O. v.**, *Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. G. Fischer, Jena 1903.*
6. **Genth, C.**, *Ueber Solenogorgia tubulosa. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 17 (1867), p. 429.*
7. **Heider, A. v.**, *Die Gattung Cladocera. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., 1881.*
8. — *Korallenstudien. Arb. a. d. Zool. Inst. zu Graz, Bd. 1 (1886), No. 3.*
9. **Hickson, S. J.**, *The anatomy of Alcyonium digitatum. Quart. Journ. of micr. Sc., (2) Vol. 37 (1895).*
10. — *On the development of Alcyonium. Rep. 64. Meet. Brit. Assoc. Adv. Sc., 1895.*
11. **Koch, G. v.**, *Die morphologische Bedeutung des Korallenskelettes. Biol. Ctbl., Bd. 2 (1883), No. 19.*
12. — *Mitteilungen über das Kalkskelett der Madreporarien. I. Das Vermehrungsgesetz der Septen. Morph. Jahrb., Bd. 8 (1881).*
13. — *Bemerkungen über das Skelett der Korallen. Ebenda, Bd. 5 (1879), p. 322.*
14. — *Ueber die Entwicklung des Kalkskelettes von Asteroides calycularis. Mitt. d. zool. Station zu Neapel, Bd. 3 (1882), p. 284.*
15. — *Die morphologische Bedeutung des Korallenskelettes. Biol. Ctbl., Bd. 2 (1883), No. 19.*
16. — *Monographie der Gorgoniden. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 1887.*
17. — *Das Skelett der Alcyonarien. Morph. Jahrb., Bd. 4 (1878).*
18. — *Entwicklung von Caryophyllum cyathus. Mitteil. a. d. zool. Station zu Neapel, Bd. 12 (1897), p. 755.*
19. — *Anatomie von Clavularia prolifera. Morph. Jahrb., Bd. 7 (1881).*
20. **Kölliker, A.**, *Icones histolog. Bd. 2, Leipzig 1864/65.*
21. **Krempf, A.**, *Sur la formation du squelette chez les Hexacoralliaires à polypier. Compt. rend., T. 144, 21. Jan. 1907.*
22. **Lacaze-Duthiers, E.**, *Développement du Coralliers. I et II. Arch. de Zool. expérim., 1872.*
23. **Milne-Edwards** e **Heime, J.**, *Histoire nat. des Coralliaires, Paris 1757.*
24. **Ogilvie-Gordon, Maria M.**, *Note on the formation of the skeleton in the Madreporaria. Quart. Journ. of micr. Sc., N. S. Vol. 51 (1907), p. 473.*
25. — *Microsopic and systematic. study of Madreporarian types of Corals. Phil. Trans. Roy. Soc. London, Vol. 187 (1896), p. 83.*
26. **Pratz, E.**, *Ueber die verwandtschaftlichen Beziehungen einiger Korallengattungen mit besonderer Berücksichtigung ihrer Septalstruktur. „Palaeontographica", Bd. 29.*
27. **Woodland, W.**, *Studies in spicule formation. II. Spicule formation in Alcyonium digitatum. Quart. Journ. of micr. Sc., N. S. Vol. 49 (1906), p. 283.*

VI. Die Schalen und Gehäuse der Mollusken.

Sowohl in bezug auf Größe und Masse, wie hinsichtlich der Kompliziertheit funktioneller Strukturen stehen die Schalen der Mollusken an der Spitze aller geformten Sekrete. Leider sind aber unsere Kenntnisse auf diesem überaus wichtigen Gebiete, soweit es sich wenigstens um die physiologischen Vorgänge bei dem Entstehen jener merkwürdigen Gebilde handelt, noch außerordentlich dürftig. Kaum daß wir über die histologische Struktur in den allgemeinsten Zügen orientiert sind; eine von physiologischen Gesichtspunkten ausgehende Geschichte ihrer Entwicklung fehlt fast noch ganz, und doch bietet sich, wie es scheint, gerade hier der Lösung wichtiger entwicklungsmechanischer Probleme die günstigste Aussicht.

A. Die „Spicula" der Amphineuren.

Es empfiehlt sich, zum Ausgangspunkt der Betrachtung gewisse im Integument eingelagerte Skelettbildungen der Amphineuren zu wählen, die noch nicht als „Schalen" nach außen hervortreten und

nach Bau und Entstehungsart den Anschluß an die bisher besprochenen „Spicula"-Formen vermitteln.

Als ein Sekretionsprodukt des äußeren Körperepithels finden wir bei den wurmförmigen Solenogastres (Aplacophora) eine aus organischer Substanz (Chitin?) bestehende meist sehr dicke Cuticula von harter oder gallertiger Konsistenz, der sehr verschieden gestaltete Kalkspicula eingelagert sind, die frei nach außen vorragen können. Ist die Cuticula sehr mächtig, so erscheint sie geschichtet wie der Chitinpanzer der Arthropoden, wenn auch unregelmäßiger. Wo die Cuticula dünn bleibt, stehen die Spicula auf ihr oder sind richtiger in feine Lücken eingepflanzt; wo sie sich verdickt, wird sie von den Spiculis durchsetzt, so daß diese oft kaum darüber hervorragen.

Die Grundlage der Haut ist ein einschichtiges Epithel (Hypodermis), aus kubischen oder zylindrischen Zellen bestehend. Die Cuticula wird gleichmäßig von demselben abgeschieden. Die Spicula sind im einfachsten Falle Nadeln, die sich an beiden Enden zuspitzen. Ebenso kann das untere Ende gerade abgestutzt sein. Schließlich verbreitert es sich unter allmählicher Verkürzung der Längsachse, bis endlich eine flache Schuppe herauskommt. Ebenso kann aber auch die obere Hälfte sich in mannigfacher Weise verbreitern und modeln, so daß sich ein großer Reichtum der Formen ergibt (vgl. Bronn, Klassen und Ordnungen, neue Aufl. Simroth, Mollusken, Taf. 1, Fig. 6, 15, 5 A, B; Taf. 2, Fig. 5; Taf. 4, Fig. 2, 3; Taf. 7, Fig. 12; Taf. 8, Fig. 2, 3, 5; Taf. 9, Fig. 2).

Höchst bemerkenswert ist die Lage und Anordnung der nadelförmigen Spicula bei ***Proneomenia.*** Hier sind sie in der Cuticula eingelagert, und zwar so, daß sie mit der Körperfläche abwechselnd nach oben und nach unten einen Winkel von 45° und miteinander einen Rechten bilden (Simroth, l. c., p. 147, Fig. 4). Die Enden ragen nur wenig vor. Die Basen liegen dabei nicht alle unmittelbar dem Epithel auf, sondern beginnen, durch Zellsäulen mit diesem verbunden, in ganz verschiedener Höhe, gewissermaßen etagenmäßig geordnet. Die äußersten entbehren jedes Zusammenhanges mit der Matrix (l. c. Taf. 3, Fig. 6).

Wie die beistehenden Figuren zeigen (Fig. 142), entsteht jedes Spiculum für sich in einer Zelle als ein zunächst kleines längliches Kalkkonkrement, welches bei seinem weiteren Wachstum bald die Zellgrenze durchbricht und schließlich ganz frei wird. Die ursprüngliche Lage ist entweder vertikal (Proneomenia) oder horizontal (Dondersia). Die Bildungszelle kann auch in eine Hypodermispapille zu liegen kommen und wird dann wie auf einem Stiel emporgehoben, dessen Köpfchen der Spiculablast mit mehreren anderen Zellen bildet. So sind wohl auch die Angaben zu erklären, daß das Spiculum das Produkt mehrerer Zellen sei (Henscher, 74, Hubrecht, 82, u. a.).

Sehr ähnlichen Verhältnissen begegnen wir auch bei der „Stacheln" der Chitonen, die in jeder Beziehung als Analoga der eben besprochenen „Spicula" gelten dürfen.

Auf dem Rücken der Chitonen finden sich 8 hintereinander liegende Schalenstücke, die dachziegelartig übereinander greifen. Jedes besteht für sich aus zwei übereinander liegenden Schichten. Die äußere, d. h. obere, welche am Rücken frei zutage tritt, hat den Namen „Tegmentum" erhalten, die untere verborgene heißt „Articulamentum". Beides sind Cuticularbildungen, von denen aber die erstere fast ausschließlich aus organischer Substanz (Chitin?) besteht, während das Artikulament stark verkalkt ist und allein der Schale anderer Mollusken entspricht. Das Tegmentum ist lediglich als eine Fortsetzung der Cuticula des

Integuments der „Zone", welche die 8 Schalenstücke umgrenzt, aufzufassen. Diese schließt nun jene Stacheln ein, die uns hier vor allem interessieren, indem sie sozusagen rudimentäre Schalenbildungen darstellen, die sich über einer einzelnen Zelle oder über einer kleinen Gruppe von solchen erheben. Ersterenfalls handelt es sich um zylindrische (keulenförmige), letzterenfalls um schuppenförmige Gebilde.

Was zunächst die ersteren betrifft, so sind an denselben vor allem zwei Teile zu unterscheiden: 1) der kalkige Teil (Schaft), welcher in der Regel die Hauptmasse des Stachels bildet, und 2) die becherförmige Chitinschale, in welcher

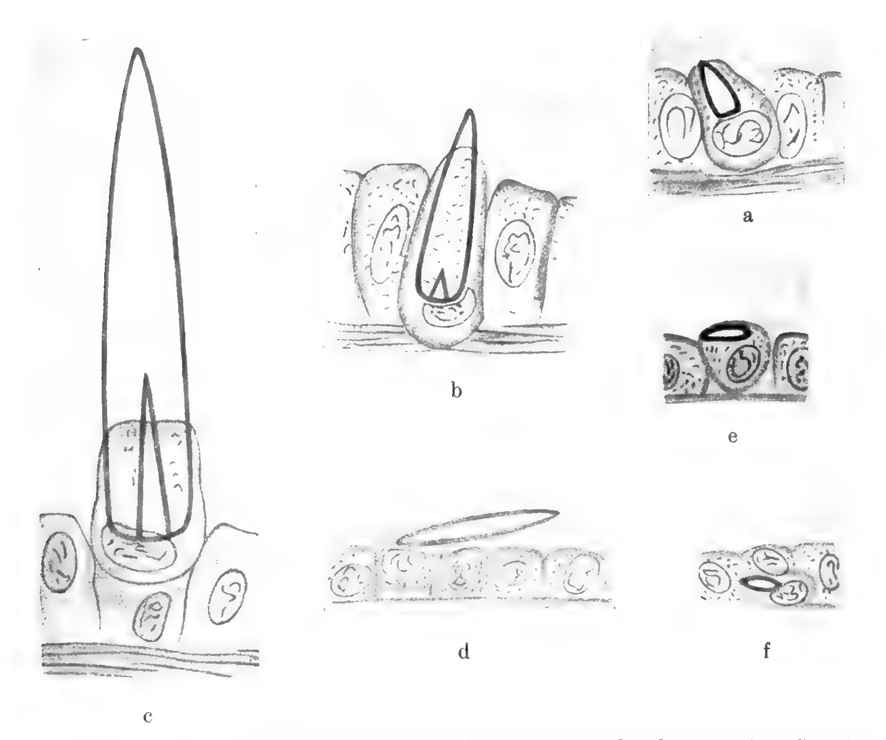


Fig. 142. a—c Spiculaentwicklung bei *Proneomenia aglaophoniae*. d—f Spiculabildung bei *Dondersia banyulensis*. (Nach Woodland.)

der Schaft sitzt (Fig. 143). Dieser ist entweder gerade oder gekrümmt und entweder glatt oder kanelliert. Der Chitinbecher kann mehr oder weniger massig angelegt sein; seine Wandung verjüngt sich nach oben hin und setzt sich als zarte Chitinhaut auf den Schaft fort, ihn völlig überziehend und die Skulptur desselben vorzugsweise bedingend. Am Fuß des Chitinbechers befindet sich ein zapfenartiger Ansatz, welcher mit einem ebenen, stark lichtbrechenden Scheibchen abschließt. Bei den Schuppenstacheln ist der dem Schaft der Zylinderstacheln entsprechende kalkige Teil sehr breit und flach, er ruht auf einer rautenförmigen chitinigen Basalplatte, welche dem Chitinbecher der Zylinderstacheln entspricht. Jeder Stachel steht zu einer der erwähnten Epithelpapillen, mit der er durch einen Plasmafaden verbunden ist, in genetischer Beziehung. Als Beispiel für die Entstehungsgeschichte der (Zylinder-)Stacheln sei hier die Entwicklung derselben bei *Chiton Poli* nach Blumrich (15) geschildert. In seiner ersten Anlage erscheint der junge Stachel als ein helles rundes Bläschen im Innern einer Epithelpapille (Fig. 143 c, e, g), welches einer

relativ großen Bildungszelle aufsitzt[1]). Die seitlich anliegenden langen Zylinderzellen scheinen in der Folge die Skulptur des Schaftes hauptsächlich zu bedingen. Anfangs völlig im Innern der Papille verborgen, wächst der junge Stachel allmählich hervor. Erst wenn der „Schaft" seine völlige Größe erreicht hat, beginnt die Bildung des Chitinbechers, indem sich der basale Teil des Chitinhäutchens verdickt. Die Bildungszelle wird nun immer schmäler und löst sich schließlich nach Bildung des Zapfens von diesem ganz ab, wobei an ihrem oberen Ende ein glänzendes Scheibchen sichtbar wird, welches einer kleinen kolbenartigen Verdickung der Bildungszelle aufsitzt, deren unteres sich zu jenem Plasmafaden auszieht. Der nun fertige Stachel wird durch die vom Epithel der Umgebung beständig abgesonderte Cuticula immer höher emporgehoben, und gleichzeitig zieht sich der Plasmafaden in die Länge.

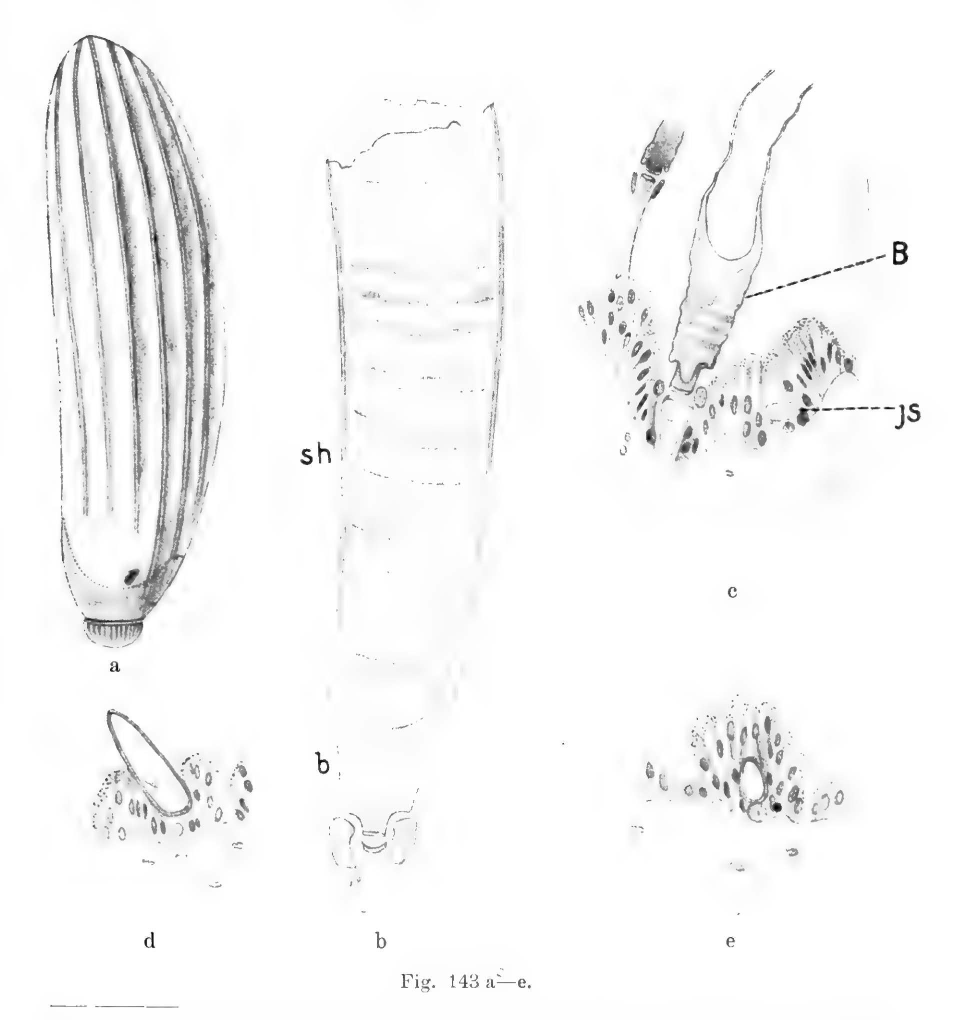


Fig. 143 a—e.

1) Zu einer wesentlich verschiedenen Auffassung gelangte KOWALEWSKY (97) bei Untersuchungen der embryonalen Entwicklung von *Chiton Poli*. Er sah die erste Anlage der Stacheln im Innern einer Epithelzelle in Gestalt einer großen Vakuole dicht über dem Kern entstehen. In dieser scheidet sich nachher Kalk aus, der schließlich nach außen durchbricht.



Fig. 143 f.



Fig. 143 g.

Fig. 143. *Chitonellus* sp. a Rückenstachel unentkalkt. b Saumstachel bei mittlerer Einstellung. Sein vom Stachelhäutchen (*sh*) überkleideter Schaft besteht aus einer Anzahl paralleler horizontaler Schichten, die eine zarte Längsstreifung zeigen. Der Chitinbecher (*b*) geht ins Stachelhäutchen über. c—g Stachelentwicklung von *Chiton Polii*. c Gruppe langbecheriger Rückenstacheln. Die Bildungszelle des großen Stachels hat sich vom Zapfen des Bechers (*B*) abgelöst und das Scheibchen des Endkölbchens schon abgeschieden. Daneben (rechts) im Innern einer Papille ein sehr junger Saumstachel (*js*) sichtbar mit seiner Bildungszelle. g Junger, von der Papille noch umschlossener Rückenstachel. f Vorgeschrittenes Stadium eines jungen Rückenstachels. d und e Junge Bauchstacheln mit ihren Bildungszellen. (Nach Blumrich.)

Infolgedessen entfernt sich ein Stachel um so mehr vom Mantelepithel, je älter er wird, und desto länger ist sein Plasmafaden, der zur Papille hinführt. Man sieht, daß dann die genetische Beziehung zwischen dem Stachel und der zugehörigen Epithelzelle, deren allerdings riesig entwickelte Cuticularbildung er darstellt, fast ganz verwischt ist. Sehr bemerkenswert ist die feinere Struktur der Kalkschäfte, welche Blumrich an den ungefärbten großen Saumstacheln, welche hinrechend durchsichtig sind, im optischen Längsschnitt beobachtete. Er sah in der kalkigen Substanz helle, dunkel umsäumte parallele Querstreifen in unregelmäßigen Abständen voneinander und eine hindurchgehende sehr zarte Längsstreifung. Auch an den Stacheln von *Chaetoderma nitidulum* nahm L. Graff eine ähnliche Querschichtung wahr, die durch Einwirkung von Essigsäure noch deutlicher hervortrat. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß der Schaft der Zylinderstacheln aus zarten Kalksäulchen schichtweise aufgebaut ist, nach deren Auflösung durch Säuren nur eine geringe Menge organischer Substanz (Chitin?) zurückbleibt, die ursprünglich gleichmäßig zwischen den Kalksäulchen ausgebreitet sein mag.

Diese Darstellung Blumrichs läßt manche Punkte noch im unklaren. Insbesondere erscheint es nicht recht verständlich, wie der Kalkmasse, die doch offenbar durch schichtweise Apposition von seiten der Zelle her wächst, neues Bildungsmaterial angelagert werden könnte, wenn sie von vornherein durch ein rings umgebendes Chitinhäutchen von der Zelle getrennt wäre. Ein solcher Abschluß kommt ja schließlich sicher durch die Bildung des „Bechers“ zustande; ob er aber auch schon vor Abschluß des Wachstums der Kalkmasse besteht, erscheint noch sehr fraglich.

Sowohl nach Bau wie Entwicklung sind die Schuppenstacheln (von *Chiton siculus*) wesentlich verschieden. Ihr kalkhaltiger Teil erhebt sich auf einer chitinigen, rautenförmigen Basis (Basalplatte), welche hier die Stellung des Chitinbechers vertritt. Das obere Ende des Stachels ist nach dem Rücken des Tieres zu umgebogen (Fig. 144). Die Basalplatte liegt dem Plattenepithel des Mantels direkt auf, die einzelnen Zellen zeigen einen deutlich fibrillären (längsfaserigen) Bau. Nach CAMILLO SCHNEIDER (155 a) setzen sich die Fibrillen in die Substanz des Stachels hinein fort und durchziehen ihn in der ganzen Länge; auch BLUMRICH bemerkt, daß „der Raum des kalkigen Stachelteiles stets mit einer beträchtlichen Menge organischer Substanz erfüllt ist, die eine aufstrebende feine Faserung erkennen läßt". Es läßt sich außerdem eine Längs- und Querschichtung erkennen, von denen die erstere den Zellgrenzen entspricht. Der wachsende Stachel sitzt dem unterliegenden Epithelkomplex direkt auf, löst sich aber nach seiner Vollendung von demselben ab, indem an seiner Basis die kalkfreie Basalplatte entsteht, in der sich die erwähnte Faserung manchmal noch erkennen läßt. Nach ihrer Fertigstellung erfolgt ein abermaliger Funktionswechsel der Bildungszellen, indem sich zwischen sie und die Platte die gleiche Cuticularsubstanz einschiebt, wie ringsum. Auch sie zeigt nach SCHNEIDER einen „Aufbau aus senkrecht und leicht wellig verlaufenden Fibrillen, zwischen denen eine homogene Kittsubstanz vorhanden ist". Mit dem Bau der Schuppenstacheln stimmt im wesentlichen auch der des Articulamentums überein, doch bedarf dieser Punkt wohl noch eingehenderer Prüfung.

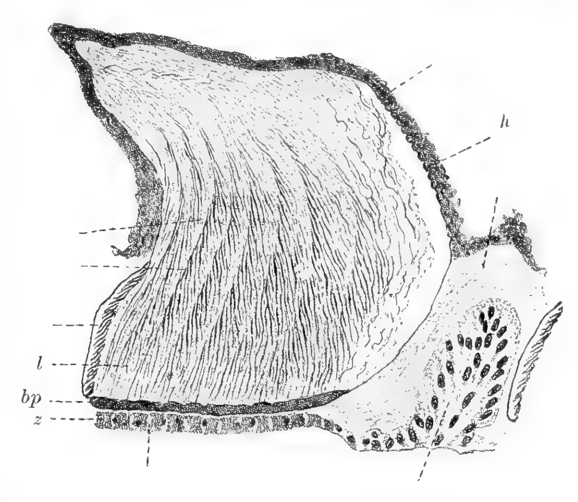


Fig. 144. *Chiton siculus*. „Schuppenstachel" der oberen Gürtelfläche. *z* Bildungszellen, *bp* Basalplatte, *l* Längsfasern, *h* Stachelhäutchen. (Nach C. SCHNEIDER.)

Das, worauf es hier vor allem ankam, ist die Tatsache, daß ein so umfangreiches und kompliziert gebautes aus organischer und anorganischer Substanz bestehendes Gebilde, wie die Keulenstacheln der Chitonen, unzweifelhaft als Produkt einer einzigen Epithelzelle aufzufassen ist, dessen endgültige Größe zu der der Bildungszelle in gar keinem Verhältnis steht und dessen Zusammenhang mit ihr schließlich auch so gut wie ganz gelöst wird. Das sind aber gerade die Punkte, welche für die Schalenbildung der Mollusken ganz allgemein als charakteristisch gelten dürfen.

B. Die rudimentäre Schale (Schulpe) von Sepia.

Mit dem Articulamentum der Chitonen lassen sich auch die ebenfalls nicht nach außen hervortretenden rudimentären Schalenbildungen mancher Cephalopoden vergleichen, nur handelt es sich

hier um ganz außerordentlich viel kompliziertere Chitin-Kalk-sekrete, deren Entstehung bei *Sepia* am genauesten erforscht ist.

Bekanntlich liegt die „Schale“ (Schulpe) in einer auf der Rückenseite des Mantels befindlichen allseitig geschlossenen und von Epithel ausgekleideten Höhle, dem Schalensack, mit dessen Wand sie an gewissen Stellen mehr oder weniger fest zusammenhängt. Sie besitzt eine ziemlich ebene dorsale und eine stark konvex gebildete ventrale Fläche. Die erstere wird gebildet von einer dünnen längsovalen Platte (Rückenschild), welche dicht am hinteren Rande einen spitzen Fortsatz (Dorn, Rostrum) trägt (Fig. 145). Ihre Oberfläche ist von kleinen Kalktuberkeln bedeckt, mit Ausnahme der Randzone, welche aus unverkalktem Chitin besteht, ebenso wie die Umgebung des Rostrums (die Dornhülle). Nach MOYNIER DE VILLEPOIX (180, 181) besteht die äußerste warzige Kalkschicht der Rückenplatte aus sehr harten Kalkkörpern, die sich bei mikroskopischer Untersuchung als übereinander gelagerte halbe Sphäriten erweisen). Die Bauchseite der Schale nimmt der stark gewölbte „Wulst“ ein (Fig. 145 A). Man erkennt an demselben sofort zwei scharf getrennte Partien: eine ungestreifte vordere und eine gestreifte, deren Streifen parallel von einer Seite des Wulstes zur anderen laufen, eine große Biegung nach vorn machend. Etwa die hintere Hälfte des Wulstes wird von einer Leiste, der Gabel, umgeben. Außerhalb des Wulstes und der Gabel ist die Schale dünn und nur von dem peripheren Teil des Rückenschildes gebildet. Dieser besteht aus drei übereinander gelagerten, schon bei geringer Vergrößerung wahrnehmbaren Platten (Rückenplatte, Mittelplatte und Innenplatte), von denen die Mittelplatte, die hauptsächlich den die ganse Schale umsäumenden unverkalkten Chitinrand bildet, die beiden anderen beträchtlich überragt (Fig. 147 a). Ein wenig innerhalb des äußeren Randes fängt die Platte an zu verkalken, indem zuerst auf der unteren Seite eine schmale verkalkte Zone entsteht, die nach hinten allmählich an Dicke zunimmt, bis sie zuletzt die ganze Platte umfaßt. Von den Rändern aus gegen die Mittellinie nimmt sie an Dicke ab. Ein wenig innerhalb des Randes der Mittelplatte fängt die Innenplatte an.

Ein Längsschnitt durch die Mitte der Schale zeigt (Fig. 145 B), daß derselbe aus fast parallelen Lamellen besteht, die unter spitzem Winkel vom Rückenschild entspringen, und schräg nach unten und hinten verlaufen. Mit Ausnahme eines kleinen Teiles des Hinterrandes ist jede Lamelle somit durch eine voranliegende bedeckt und hierdurch wird die Struktur, wie sie die Bauchfläche des Wulstes von außen zeigt, hervorgerufen. Der ungestreifte Teil des Wulstes ist nämlich die letztgebildete Lamelle (Fig. 145A), die man hier in ihrer ganzen Ausdehnung sieht. Der gestreifte Teil dagegen sind die früher abgelagerten Lamellen, die mit ihren hinteren Kanten freiliegen, während der größte Teil der Lamelle von einer voranstehenden überlagert wird. Da nun die Abscheidung neuer Lamellen in der Richtung nach vorn vor sich geht, so wird klar, daß diese letztgebildete Lamelle, sobald sie von einer neuen überlagert wird, einen neuen Streifen in dem gestreiften Teil bildet, d. h. nur mit ihrem Hinterrand von außen sichtbar wird. Zwischen den Lamellen erblickt man Zwischenräume (Fig. 145 B, C) (Höhlenschicht), in denen schon bei Lupenvergrößerung schmale im rechten Winkel gegen die Lamellen stehende Pfeilerchen (*pf*) zu sehen sind. Die gewölbte Form des Wulstes ist dadurch bedingt, daß jede Lamelle gewölbt ist, wie man dies am Querschliff der Schale erkennt.

Bei stärkerer Vergrößerung erscheint jede Lamelle aus mehreren verkalkten Chitinschichten gebildet. Die schon erwähnten Pfeilerchen, welche den Raum zwischen je zwei Septis (Höhlenschicht) durchsetzen, erscheinen an einem Sagittalschliff bald in Form schmaler Säulen, bald bilden sie breitere Wände, welche immer rechtwinklig zu den Septen stehen (Fig. 146 a, b). Ein Horizontalschliff (d. h.

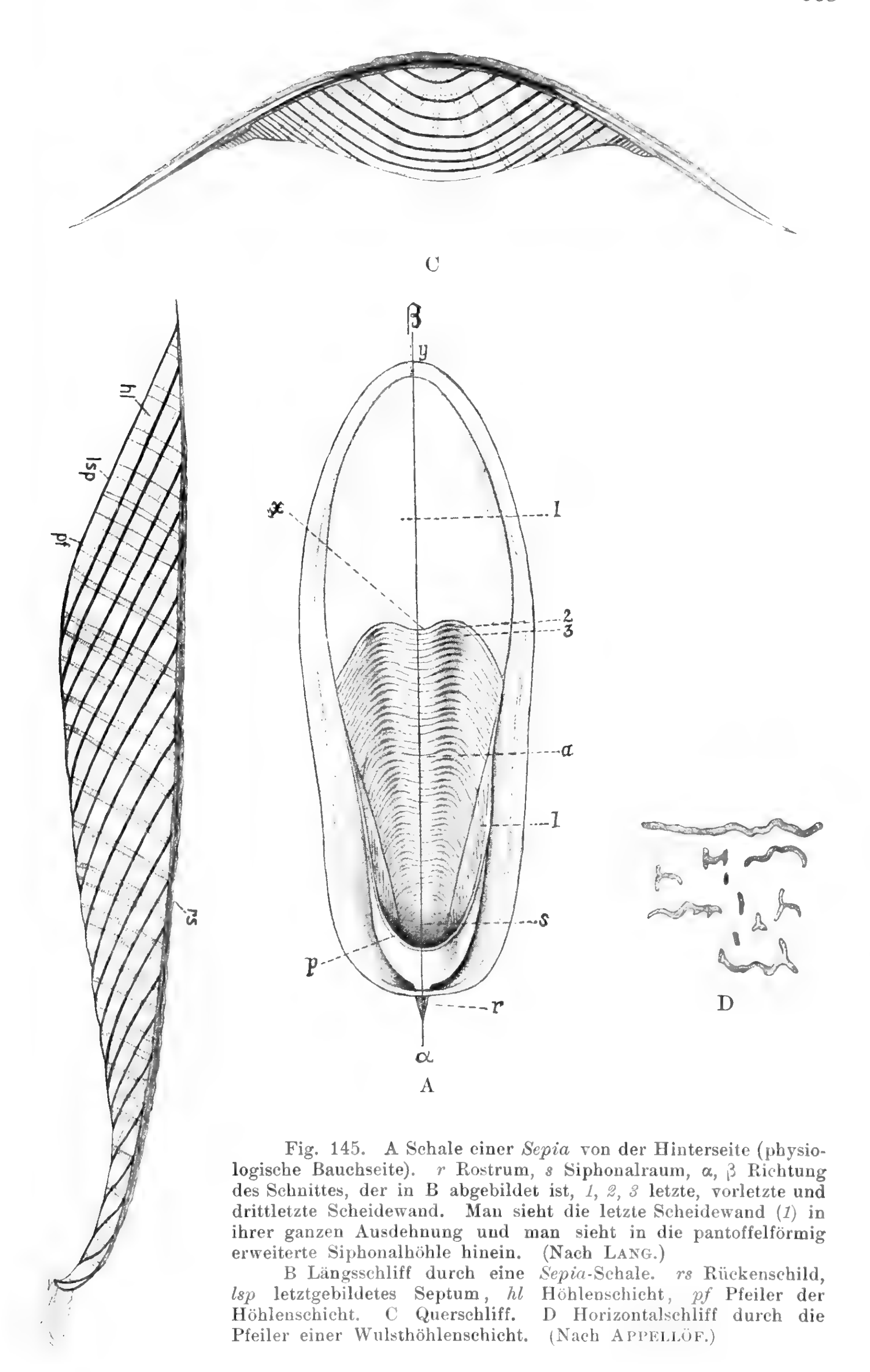


Fig. 145. A Schale einer *Sepia* von der Hinterseite (physiologische Bauchseite). *r* Rostrum, *s* Siphonalraum, α, β Richtung des Schnittes, der in B abgebildet ist, *1*, *2*, *3* letzte, vorletzte und drittletzte Scheidewand. Man sieht die letzte Scheidewand (*1*) in ihrer ganzen Ausdehnung und man sieht in die pantoffelförmig erweiterte Siphonalhöhle hinein. (Nach LANG.)

B Längsschliff durch eine *Sepia*-Schale. *rs* Rückenschild, *lsp* letztgebildetes Septum, *hl* Höhlenschicht, *pf* Pfeiler der Höhlenschicht. C Querschliff. D Horizontalschliff durch die Pfeiler einer Wulsthöhlenschicht. (Nach APPELLÖF.)

parallel mit den Septis) gibt ein wahres Bild ihrer Form: sie zeigen sich dann als dünne, vielfach geschlängelte, hie und da mit Leisten ausgestattete Gebilde (Fig. 145 D). Dieser Bau bedingt das so verschiedene Aussehen der Pfeiler an Sagittal- und Querschnitten. Trifft z. B. der Schliff eine hervorragende Leiste, so zeigt sich ein schmaler Pfeiler; trifft derselbe dagegen einen mehr gerade verlaufenden Teil, so zeigt sich eine breite Wand. Die unentkalkten Pfeiler erscheinen deutlich geschichtet, und zwar entsprechen, wie Querschliffe zeigen, den helleren Querlinien an der Oberfläche Erhöhungen, den dunkleren Vertiefungen. Der ganze Bau der schwammigen Wulstsubstanz mit den sich kreuzenden Septen und Pfeilern erinnert in manchen Beziehungen an die Struktur der Knochenspongiosa bei Wirbeltieren und hat offenbar auch dieselbe Bedeutung. Die sehr brüchigen Septa würden schon bei einem geringen Drucke zerbröckeln und somit die Schale zerstört werden. Da nun die Pfeiler nahe aneinander und rechtwinklig zu den Septen stehen, ist es klar, daß sie eine sehr wirksame Stütze abgeben müssen. Zudem stehen sie in den verschiedenen Höhlenschichten einander gegenüber und beim Einwirken von außen drücken sie einander und nicht gegen die brüchigen Partien der Septa (Appellöf).

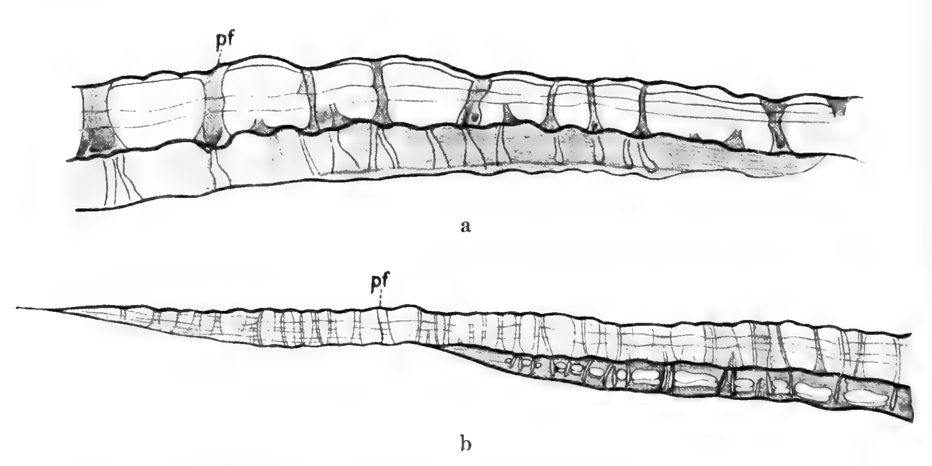


Fig. 146. Längsschliffe durch den Wulst der *Sepia*-Schulpe mit der letztgebildeten Höhlenschicht in verschiedenen Stadien der Entwicklung (b älter) (vgl. Text). (Nach Appellöf.)

Zwischen den Pfeilern erstrecken sich in gewissen Abständen voneinander äußerst dünne nicht verkalkte Membranen, die miteinander und mit den Septen parallel verlaufen und daher mit den Pfeilern rechte Winkel bilden (Fig. 146). Ueber die Entstehungsweise dieser Gebilde gibt die Untersuchung der letztgebildeten Höhlenschicht im entkalkten Zustande Aufschluß. In dieser fehlen die freigespannten Membranen vollkommen, und nur die verkalkten Pfeiler sind zu sehen, eingeschlossen in einer zusammenhängenden geschichteten unverkalkten Chitinmasse, welche offenbar eine zartere, weichere Beschaffenheit zeigt, als die des letzten zugehörigen Septums. Die erste Bildung der Membranen deutet sich nun dadurch an (Fig. 146 b), daß an gewissen übereinander gelegenen Stellen Spalten entstehen in der Richtung der Schichten; „dadurch, daß sich diese immer mehr erweitern, werden die zwischen denselben befindlichen Schichten immer mehr zusammengepreßt, bis sie zuletzt eine dünne Membran von unmeßbarer Feinheit bilden. Wenn nun zwischen den Pfeilern mehrere solche Spalten entstehen, die eine über der anderen, und die zwischenliegenden Chitin-

lagen zusammengepreßt werden, bilden sich durch die ganzen Höhlenschichten freigespannte Membranen, die durch Hohlräume voneinander getrennt sind. Leider herrscht über die Ursache der Bildung dieser letzteren noch vollkommene Unklarheit. Nach APPELLÖF (2) ließe sich vielleicht eine Erklärung darin finden, „daß sich gewisse Gase schon vor der Zerspaltung in den Höhlenschichten befinden, durch deren Ausdehnung die Chitinlagen gespalten und zusammengepreßt werden". Daß wirklich Gas in den Sepiaschalen vorkommt, haben HUXLEY und LANKASTER nachgewiesen. Aber wann und wie die Gase hineinkommen oder was ihre Ausdehnung bewirkt, sind völlig ungelöste Fragen.

Von Wichtigkeit sind die Angaben APPELLÖFS über die Beziehungen der einzelnen Schalenbestandteile zu dem sie bildenden Epithel des Schalensackes.

Ein entkalkter Längsschnitt durch die Schalenspitze (Fig. 147a) läßt sofort das aus sehr langen Zellen bestehende Epithel der Mittelplatte erkennen, deren Höhe dort, wo das Wachstum am stärksten ist, d. h. an der Schalenspitze, am größten ist. Fig. 147d zeigt zwei solche Zellen stärker vergrößert; das abgesonderte Chitin zeigt zu unterst eine hellere Lage (*β*), die sich später in fertiges Chitin verwandelt. Zwischen den Zellen und der Mittelplatte besteht ein ziemlich fester Zusammenhang. Wie die Schichten der Mittelplatte ohne Unterbrechung in die der Innenplatte übergehen, so setzt sich auch das Epithel der Mittelplatte in das der Innenplatte ohne Unterbrechung fort. Der Uebergang zeigt sich darin, daß die Zellen allmählich kürzer und breiter werden. Man unterscheidet deutlich zwei Abteilungen der Matrix: die eine, welche der Matrix der Mittelplatte angrenzt (Fig. 147*α*, β), besteht aus kurzen breiten Zellen, während die andere längere und schmälere Zellen hat (δ). Die Zellen jener ersten Abteilung hängen nie mit der Schale zusammen, doch ist es selbstverständlich, daß dieselben während des Lebens, wenn die Sekretion stattfindet, der Schale dicht anliegen. Weiter nach hinten werden die Zellen der Innenplatte sehr klein und niedrig. In dem Epithel des Wulstes lassen sich wieder zwei Gebiete von sehr verschiedener Beschaffenheit unterscheiden, nämlich das Epithel des vorderen ungestreiften Wulstteiles (d. h. des Anwachsgebietes) und dasjenige unter den schon fertigen Schichten. Das erstere ist wieder verschieden, je nachdem eine Höhlenschicht oder ein Septum gebildet werden soll. Bei den Zellen, welche den der Innenplatte angelagerten Teil des Septums absondern, liegen die Kerne in verschiedener Höhe. Kurz unterhalb der Stelle, wo das Septum von der Innenplatte nach unten liegt, nehmen die Kerne dieselbe Höhe ein, und die Zellen werden niedriger. Wenn eine Höhlenschicht in Bildung begriffen ist, zeigt das Matrixepithel zwei etwas verschiedene Zellenformen. Unter den Pfeilern sind die Zellen niedriger und breiter mit abgerundeten Kernen; die Zellen hingegen, welche das zwischenliegende weiche Chitin absondern, sind höher und schmäler mit länglichen Kernen. Die letzteren hängen mit der abgesonderten Substanz zusammen, wenn auch die Verbindung keine besonders feste ist. Die Zellen unter den (verkalkten) Pfeilern dagegen hängen niemals mit den abgesonderten Teilen zusammen, und an konserviertem Material findet man daher immer einen ziemlich großen Zwischenraum zwischen Matrix und Pfeiler. Von der Oberfläche betrachtet, zeigt das Epithel scharf markierte, geschlängelte helle Streifen, die an Form völlig den Pfeilern entsprechen. Von den in diesen Streifen gelegenen Zellen werden die Pfeiler gebildet. Das helle Aussehen hängt davon ab, daß die Zellen hier niedriger sind als die zwischenliegenden, welche das weiche Chitin bilden.

Ein Umstand, der bei Betrachtung des Wulstepithels besonders hervorgehoben werden muß, ist der Funktionswechsel, dem das

Epithel unterworfen ist. Während der Bildung der Höhlenschichtlagen sondert ein Teil der Zellen die Grundsubstanz der Pfeiler ab, die gleich verkalkt wird; ein anderer Teil das zarte zwischenliegende Chitin, in dem keine Verkalkung erfolgt. Ziemlich plötzlich tritt nun für alle Zellen eine gleiche Absonderung ein. Ueber die Ursache dieses Wechsels oder die Umstände, die ihn möglicherweise begleiten, macht Appellöf keine Angaben und bemerkt nur, daß die Schichtenbildung des Wulstes das Resultat einer periodischen Absonderung

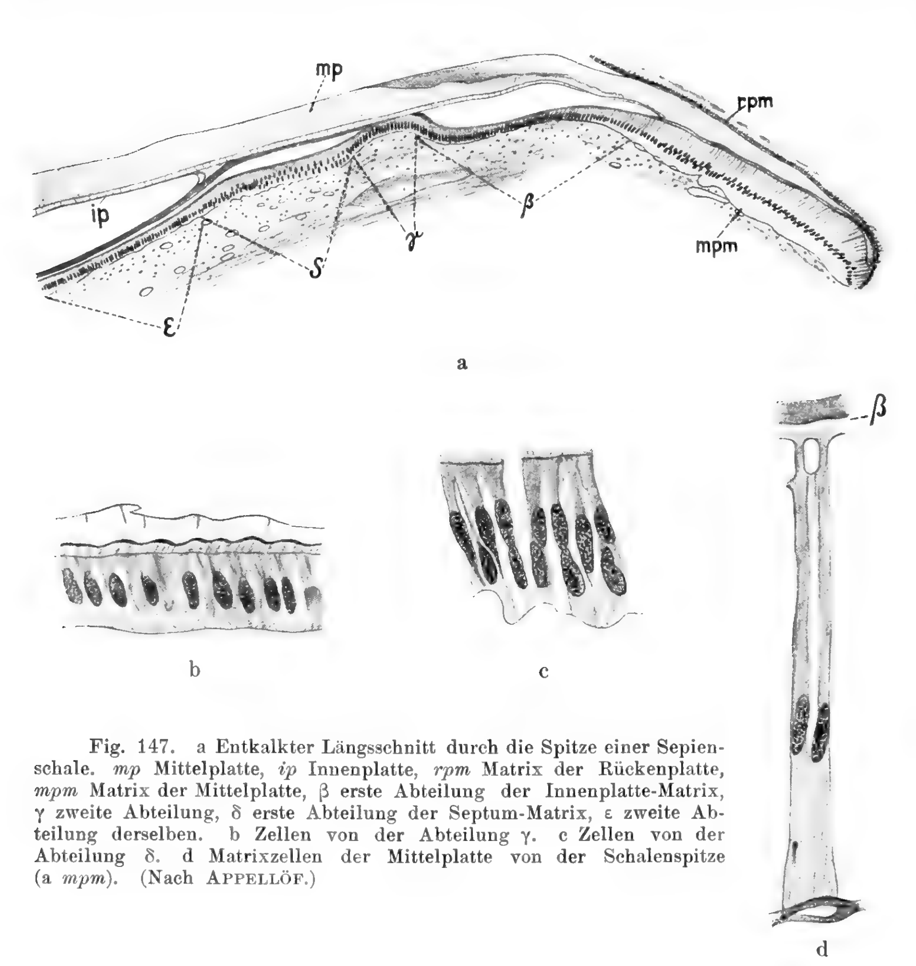


Fig. 147. a Entkalkter Längsschnitt durch die Spitze einer Sepienschale. *mp* Mittelplatte, *ip* Innenplatte, *rpm* Matrix der Rückenplatte, *mpm* Matrix der Mittelplatte, β erste Abteilung der Innenplatte-Matrix, γ zweite Abteilung, δ erste Abteilung der Septum-Matrix, ε zweite Abteilung derselben. b Zellen von der Abteilung γ. c Zellen von der Abteilung δ. d Matrixzellen der Mittelplatte von der Schalenspitze (a *mpm*). (Nach Appellöf.)

ist, in der die Bildung der Septa wahrscheinlich eine Art Ruheperiode bezeichnet. Daß diese Perioden in keinerlei Beziehung zu irgendwelchem äußeren Einflusse stehen, geht mit Sicherheit daraus hervor, daß die Schichtenbildung auch bei dem noch im Ei eingeschlossenen Embryonen regelmäßig stattfindet.

Ein Funktionswechsel, wie er eben bei den schalenbildenden Zellen von *Sepia* beschrieben wurde, ist nun keineswegs auf diesen speziellen Fall beschränkt, sondern findet sich bei Zellen, welche „geformte Sekrete" liefern, in weitester Verbreitung. Abgesehen von den

Keulenstacheln der Chitonen, deren Wachstum durch die Absonderung des aus rein organischer Substanz gebildeten „Bechers" abgeschlossen wird, liefern auch die Foraminiferen (Bildung der organischen Schalenhäutchen und der mittleren Kalkschicht) sowie Pflanzenzellen (Bildung chemisch verschiedener Verdickungsschichten) gute Beispiele. Ein solcher Funktionswechsel kann sich unter Umständen auch noch in anderer Weise ausprägen, als nur in einer chemischen Verschiedenheit der zeitlich aufeinander folgenden Schichten oder Lagen, indem bei völliger Gleichheit der Zusammensetzung die Struktur (z. B. Lage sichtbarer oder unsichtbarer Teilchen) sich sprungweise ändert. So besteht nach MARSHALL (zit. nach BLUMRICH (l. c.) im Articulamentum von Chitonen die unterste Lage aus aufrechten, eng aneinander schließenden Kalksäulchen, die aus abwechselnd hellen und dunklen Schichten aufgebaut sind. Die folgende Lage ist mächtiger und zeigt eine feinkörnige Struktur. Die dritte Lage gleicht der ersten, nur besitzen ihre vierseitigen Säulchen eine oberflächliche Riefung. Die Säulchen der letzten, vierten Schicht sind dagegen horizontal gelagert und in Reihen geordnet, die von der Mitte des Schalenhinterrandes halbkreisförmig ausstrahlen. An Dünnschliffen durch die 6 mittleren Schalen fand VAN BEMMELEN (6) zwischen der untersten und dritten Lage MARSHALLS noch 5—6 Lagen, die aber sämtlich aus Kalksäulchen bestehen, die in den verschiedenen Lagen eine verschiedene Anordnung zeigen.

Ohne auf die weiteren Angaben APPELLÖFS über das Matrixepithel der übrigen Schalenteile (Gabel, Rostrum, Rückenplatte) bei *Sepia* einzugehen, sei nur als allgemeinstes und für die Schalenbildung überhaupt wichtigstes Resultat hervorgehoben, daß überall, wo zwei Schalenabteilungen von verschiedener Struktur ineinander übergehen, an der Uebergangsstelle eine Veränderung der diese Schalenteile absondernden Zellen hervortritt. So z. B., wo die Mittelplatte in die Innenplatte und diese in den Wulst übergeht. Diese Veränderungen betreffen oft nur die Form und Größe der Zellen, sind aber immer deutlich ausgeprägt. Ursprünglich, bei der embryonalen Entwicklung der Schale gibt es im Schalensack überhaupt nur eine Art von Zellen: die relativ hohen Epithelien der unteren Wand und das niedrige Plattenepithel der oberen. Die erste Anlage des Schalensackes bei *Sepia* ist eine rhomboidale Vertiefung auf der Rückenseite des Embryo. Durch allmähliches Zusammenwachsen der Ränder bildet sich dann ein geschlossener Sack, in dem das die Wände bekleidende Epithel beginnt die Schale abzusondern. „Die erste Anlage dieser besteht aus einer kreisrunden stark gewölbten Scheibe, deren Konkavität sich nach unten wendet und die zum großen Teil schon von Anfang an verkalkt ist, nur die Randzone ist unverkalkt."

Die erste hervortretende Veränderung der Struktur tritt mit der Bildung der ersten Hauptschicht (Septum + Höhlenschicht) auf. Anstatt daß früher alle Zellen gleichartiges Chitin abgesondert haben, differenzieren sich nun die der unteren Wand in verschiedene Gruppen, welche Schalenteile verschiedenartiger Struktur absondern. Die an dem Rand der Schale befindlichen Zellen fangen an Chitinlagen abzusondern, die von fester Konsistenz sind und die erst allmählich, nicht gleichzeitig, mit der Absonderung verkalken, daher die ganze Schale von

einem unverkalkten Rand umsäumt ist. Eine andere nach innen von diesen Zellen befindliche Gruppe sondert wieder andere Chitinlagen ab, die, obgleich sie direkte Fortsetzungen der ersten sind, doch durch eine verschiedene Struktur deutlich von ihnen abweichen. Der ganze zentrale Teil der Unterseite wird von den Höhlenschichtlagen eingenommen. Sie sind größtenteils unverkalkt und sehr weich, an gewissen scharf begrenzten Stellen dagegen lagert sich Kalk ein. Anfangs sind sie einander dicht angelagert ohne irgendwelche Zwischenräume, später jedoch treten in ihnen wichtige Veränderungen ein (vgl. oben). Die verkalkten Teile durchsetzen in senkrechter Richtung in Form geschlängelter Pfeilerchen jede Höhlenschicht. Die unverkalkten Teile der Lagen sind aus hohen und schmalen Zellen abgesondert, die verkalkten aus niedrigeren und breiteren. Nachdem die Sekretion dieser Höhlenschichtlagen eine Zeitlang stattgefunden hat, fängt die Matrix derselben ziemlich plötzlich an festere Lagen abzusondern, die durchaus gleichmäßig verkalkt sind. Diese Lagen bilden ein festeres Septum, welches nach unten jede Höhlenschicht begrenzt. Mit dem Beginn der Sekretion der Septallagen nehmen auch die betreffenden Matrixzellen ein mehr gleichförmiges Aussehen an . . . Die junge Schale besteht also nur aus einer Platte (Rückenschild) und einer auf der Unterseite derselben abgesonderten Hauptschicht (Höhlenschicht + Septum), der ersten Anlage des Wulstes.

C. Lamellibranchier (Muscheln).

1. Historischer Ueberblick.

Indem wir uns nun der Betrachtung der äußeren Schalen der Lamellibranchier (Muscheln) und Gastropoden (Schnecken) zuwenden, erscheint es notwendig, zunächst einen kurzen Blick auf die historische Entwicklung unserer Kenntnisse auf diesem Gebiete zu werfen. Denn obschon die „Conchylien“ seit alten Zeiten wegen der Schönheit ihrer Formen und Farben das höchste Interesse der Sammler erregten, so herrschte doch lange die größte Unklarheit über ihre Bildungsweise, und noch in neuester Zeit sind darüber die sonderbarsten Ansichten geäußert worden (vgl. Stempell, 166).

Ursprünglich hielt man alle Molluskenschalen für Bildungen, die von außen zu dem Tier hinzugekommen sind, für „steinige Inkrustationen“. Erst Réaumur (141—143) erkannte richtig, daß es sich um Produkte der Tiere selbst handelt, und er bezeichnete sie als eine Exkretion der Manteloberfläche, besonders des Mantelrandes; einmal gebildet sollten sie wie ein unorganischer Körper dem Tiere aufliegen. Er stützte sich dabei hauptsächlich auf Regenerationsversuche, die er an verletzten Schneckenschalen anstellte. Damit war die eine der sich auch heute noch gegenüberstehenden Ansichten begründet, wonach die Schale ein Absonderungsprodukt besonderer Drüsen oder des ganzen Epithels der Manteloberfläche sein und durch Apposition wachsen sollte. Die andere Auffassung, der zufolge die Schale nicht ein Sekretionsprodukt, sondern ein belebter Organismus mit einem Wachstum durch Intussusception sein sollte, wurde fast gleichzeitig durch Mery (115) begründet. Dieser gründete seine Behauptung hauptsächlich darauf, daß die Muskelansätze der Muscheln nicht in den Spitzen der Wirbel ver-

bleiben, sondern mit dem Wachstum des Tieres nach dem Rande zu rücken. Dieses aber könne nur durch ein Auswachsen der Schale zwischen Muskel und Wirbel geschehen. Réaumur suchte später das Rätsel dieses Vorwärtsrückens der Muskelansätze dahin zu lösen, daß er eine Resorption von Muskelfasern an der den Wirbeln zugekehrten Seite des Schließmuskels annahm, während auf der anderen Seite neue Muskelfasern entstehen sollten. Noch viel merkwürdiger ist dieses Vorrücken der Muskelansätze bei den gekammerten Schalen von *Nautilus.* Hier ist, wie bekannt, die Schale durch Septen (Wände) in Kammern abgeteilt; die vorderste derselben ist der Wohnraum des Tieres und das letztgebildete Septum die hintere Begrenzung derselben. In dem hinteren Teil der Kammer beobachtet man an der Schalenwand, zu beiden Seiten, zwei durch konzentrische Streifen ausgezeichnete längliche Flecken — die Anhaftstellen der Schalenmuskeln (Appellöf l. c. p. 75 und Taf. 10, Fig. 1 *mi*). Diese Flecken verschmälern sich gegen ihre Enden und setzen sich da in Form eines schmalen Bandes (Annulus) rings um die Innenfläche der Wohnungskammer fort. Eine festere Verbindung zwischen Schale und Mantel findet wohl auch bei diesem Bande statt, so daß letzterer also mit der Schale ringsum fest zusammenhängt. Owen, der 1832 zuerst eine wissenschaftliche Monographie über *Nautilus* veröffentlichte, vermutete nun, daß das Vorrücken des Tieres in der Schale ganz plötzlich vor sich gehe, indem der Muskel sich losmache, das Tier darauf vorrücke und den Muskel aufs neue befestige; danach fange die Absonderung eines neuen Septums an. Nach Valenciennes erfolgt das Vorrücken des Tieres allmählich, und Keferstein (89) erklärte dies später ganz wie Réaumur bei Muscheln dadurch, daß sich neue Muskelsubstanz an den vorderen Rändern absetze, während der hintere Teil allmählich resorbiert wird. Wachstumsperioden und Ruheperioden wechseln ab; während der ersteren entferne sich das Tier immer mehr vom letztgebildeten Septum und sondere Luft ab; sobald die Ruheperiode eintritt, werde ein neues Septum abgesondert. Auch Appellöf (2) vertritt neuerdings die gleiche Anschauung.

Die Ansicht Merys erfuhr eine Unterstützung und Vervollkommnung durch Herrissant (78). Derselbe hatte die Knochenbildung entdeckt und fand nun bei seinen Untersuchungen an Molluskenschalen, daß auch hier eine organische Grundlage vorhanden ist, die Kalk eingelagert enthält. Man könne gleich wie bei den Knochen die organische Substanz durch Ausziehen des Kalkes mittels Säuren als aus einzelnen zusammengelegten Häutchen bestehend erhalten. Dies veranlaßte Herrissant, für die organische Grundlage der Schale, welcher der Kalk eingelagert wird, ein inneres Wachstum, wenigstens bis zu einer gewissen Grenze, anzunehmen. Als einen Beleg seiner Ansichten stellte er bereits die Auswüchse und Stacheln vieler Conchylien hin. Die organische Grundlage der Schale war für ihn das wesentlich und allein Maßgebende. Diese Ansicht blieb lange die herrschende, und Männer wie Cuvier, Blumenbach u. a. haben ihr gehuldigt. Einen gerade gegenteiligen Standpunkt nahm im Anfang des 19. Jahrhunderts ein französischer Forscher, Graf Bournon, ein (17). Obwohl ihm das Vorhandensein der organischen Substanz in den Schalen nicht unbekannt war, so hielt er es doch gegenüber dem Kalk für nebensächlich. Er betonte vor allem die Selbständigkeit des Kalkes, der allerdings durch

das Tier abgesondert, später aber dessen Einflüssen gänzlich entzogen werde und dann gerade so kristallisiere, wie in der anorganischen Natur. Die Folge war, daß eine große Zahl der namhaftesten Physiker und Mineralogen die Beschaffenheit des Kalkes in den Molluskenschalen zum Gegenstand ihrer Untersuchungen machten. Bournon selbst hatte bereits die Kristallform des Kalkspates an den charakteristischen rhomboëdrischen Spaltungsflächen in vielen Teilen der Schalensubstanz nachgewiesen. Seine Resultate wurden ergänzt und zum Teil berichtigt von Brewster (20), der nachwies, daß die Perlmutter, abgesehen von anderen eigentümlichen optischen Eigenschaften, doppelbrechend sei, durch de la Beche (5), der aus dem spezifischen Gewicht, Necker (128), der aus der Härte, und Leydolt (103), der aus den erhaltenen Aetzfiguren den Schluß zog, der kohlensaure Kalk der Muschelschale müsse wenigstens zum Teil aus Aragonit bestehen, eine Ansicht, die später durch Rose (146—149) eine Bestätigung erfuhr.

Die ersten genaueren Untersuchungen über den feineren Bau der Molluskenschalen verdanken wir zwei englischen Forschern, Bowerbank (18) und Carpenter (33), welche um die Mitte des vorigen Jahrhunderts ihre grundlegenden Arbeiten veröffentlichten. Beide kamen zu dem Resultat, daß die Schale organisiert ist, und betrachteten die Grundlage der Organisation als eine celluläre, hauptsächlich verleitet durch gewisse gleich näher zu schildernde Strukturverhältnisse. Bowerbank vindiziert der Schale eine knochenähnliche Struktur, die dadurch zustande kommt, daß kohlensaurer Kalk in den Zellen der Häute abgesetzt wird, aus denen die Schale zusammengesetzt ist, oder daß die kalkführenden Zellen bei spärlicher Entwicklung der häutigen Teile sich zusammenhäufen und verschmelzen. Zu ganz ähnlichen Resultaten gelangte auch Carpenter bei seinen gleichzeitigen außerordentlich sorgfältigen Untersuchungen an einem ungemein reichen Material — etwa 1000 Präparate von 400 teils lebenden, teils fossilen Arten; er betrachtet die Schale als entstanden durch Metamorphose (Verkalkung) der Mantelepithelzellen, so daß sie gewissermaßen ein Gewebe darstellen, vergleichbar der hornigen Epidermis. Er wurde zu dieser Meinung hauptsächlich durch gewisse Strukturverhältnisse der Muschelschalen verführt, von denen später die Rede sein wird. Wenn dies mit Rücksicht auf die Mangelhaftigkeit der damaligen Untersuchungsmethoden und zum Teil auch durch den suggestiven Einfluß der um jene Zeit von Schwann begründeten Zellenlehre verständlich wird, so ist es doch schwer begreiflich, wie Tenison-Woods (168) noch im Jahre 1889 die geradezu ungeheuerliche Behauptung aufstellen konnte, daß die Molluskenschalen von einem dichten Nervengeflecht erfüllt seien und eigentlich als Gehirnkapsel zu gelten haben! (Zit. nach Stempell, 166.) Demgegenüber erscheint der Versuch einer Wiederbelebung der Intususzeptionstheorie durch Nathusius v. Königsborn (126) und Felix Müller (117) gar nicht so merkwürdig, und wenn man von gewissen Grundirrtümern des ersteren absieht, kann man sogar sagen, daß seine umfangreiche Monographie betitelt: „Untersuchungen über nicht-celluläre Organismen", nicht nur eine Fülle gut beobachteter Tatsachen bietet, sondern auch viele sehr beachtenswerte und anregende theoretische Erörterungen enthält. Für Nathusius ist die Zelle im herkömmlichen Sinne keineswegs der

eigentliche Elementarorganismus, sondern er glaubt, ein selbständiges, von der Zelle gänzlich unabhängiges Leben und inneres Wachstum auch noch in anderen zellenfreien Körperbestandteilen, wie Eihäuten, Bindegewebsfibrillen und Schalen, zu finden und betrachtet daher auch die Molluskenschale als einen vollkommen „selbständig lebenden“ Organismus (!), der sich ohne direkte Einwirkung von Zellen entwickelt und vergrößert, eine Behauptung, die um so gewagter erscheint, als er die Beziehungen zwischen Weichkörper und Schale überhaupt ganz ignorierte.

Es ist schwer zu verstehen, wie Nathusius u. a. auch den Umstand, daß die Manteloberfläche bei Schnecken uud Muscheln nur an ganz wenig Stellen mit der Schaleninnenfläche in dauerndem festen Zusammenhang steht, als einen durchschlagenden Einwand gegen jede Sekretionstheorie bezeichnet. „Wie kann es, so ruft er (l. c. p. 49) aus, als Cuticularbildung bezeichnet werden, wenn die neu entstandenen Schichten in gar keinem Zusammenhang mit denjenigen Geweben stehen, die sie absondern sollen! Wenn die Schnecke mit dem Gehäuse, wie allgemein angenommen wird, nur durch den Spindelmuskel zusammenhängt, wenn bei Cormopoden (Muscheln) ein Zusammenhang des Mantelrückens mit der Schale nicht angenommen wird, dann ist es doch — man verzeihe den deutlichen Ausdruck — ein Unsinn, dort eine Cuticularbildung anzunehmen.“ (Nathusius.) Nathusius wendet sich hier hauptsächlich gegen Keferstein, welcher (89) in der Tat die Molluskenschalen als Cuticularbildungen bezeichnet hat:

„Es scheint sicher dem Wesen der Schalen am meisten zu entsprechen, wenn wir sie als eine Cuticularbildung ansehen, wie sie in mannigfachster Weise im Tier- und Pflanzenreiche vorkommen. Doch wie nirgends sonst finden wir bei diesen mächtigen Cuticularbildungen der Mollusken, den Schalen, eine merkwürdige Mischung des organischen und mineralischen Stoffes, die beide eine gewisse Selbständigkeit bewahren, dadurch besonders ausgedrückt, daß der kohlensaure Kalk teilweise zu Kristallen zusammen gelagert ist, welche von organischen Häuten umgeben werden.“ (Keferstein, l. c.)

Ein viel schwerer wiegender Einwand gegen die Sekretionstheorie, als der nur ganz lokale Zusammenhang zwischen Schale und Weichkörper, scheint auf den ersten Blick in der oft außerordentlich komplizierten und merkwürdigen Struktur der Schalen gegeben zu sein. Wir werden aber später Fälle kennen lernen, wo typische, als Zellsekrete aufzufassende Cuticularbildungen auch nur zeitweise (während der Entwicklung) mit den Bildungszellen zusammenhängen, um später völlig frei zu werden (Radula der Schnecken) und andererseits nicht minder komplizierte Strukturen zeigen. Man könnte auch auf gewisse Analogien zwischen dem Molluskenkörper und der von ihm ausgeschiedenen Schale und einem pflanzlichen Protoplasten in seiner von ihm gebildeten Cellulosehülle hinweisen. Auch hier braucht keineswegs eine dauernde und unwandelbare Verbindung mit der Zellhaut zu bestehen und doch können sowohl von innen wie (durch extramembranöses Plasma) von außen her neue Celluloseschichten angelagert werden.

Das Problem, welches sich hier der physiologischen Untersuchung darbietet, ist im wesentlichen ein entwicklungsmechanisches, da es sich um die Erklärung funktioneller Strukturen handelt. Man kann daher

auch ohne eine eingehende Kenntnis der letzteren auf diesem Gebiete der Sekretionsphysiologie keinen Schritt vorwärts tun und so sehe ich mich genötigt, den morphologischen Details im folgenden einen für ein Handbuch der Physiologie fast ungebührlichen Raum zu gönnen.

2. Die Struktur der Muschelschalen.

Am einfachsten liegen die Verhältnisse bei jenen Formen, deren Schale, abgesehen von einem aus rein organischer Substanz (Conchiolin) bestehenden Ueberzug (Periostracum, Epicuticula), nur aus zwei oder höchstens drei Schichten besteht, die sich hinsichtlich ihres Baues ganz wesentlich voneinander unterscheiden und die den betreffenden Schalen ein ganz außerordentlich charakteristisches Gepräge ver-

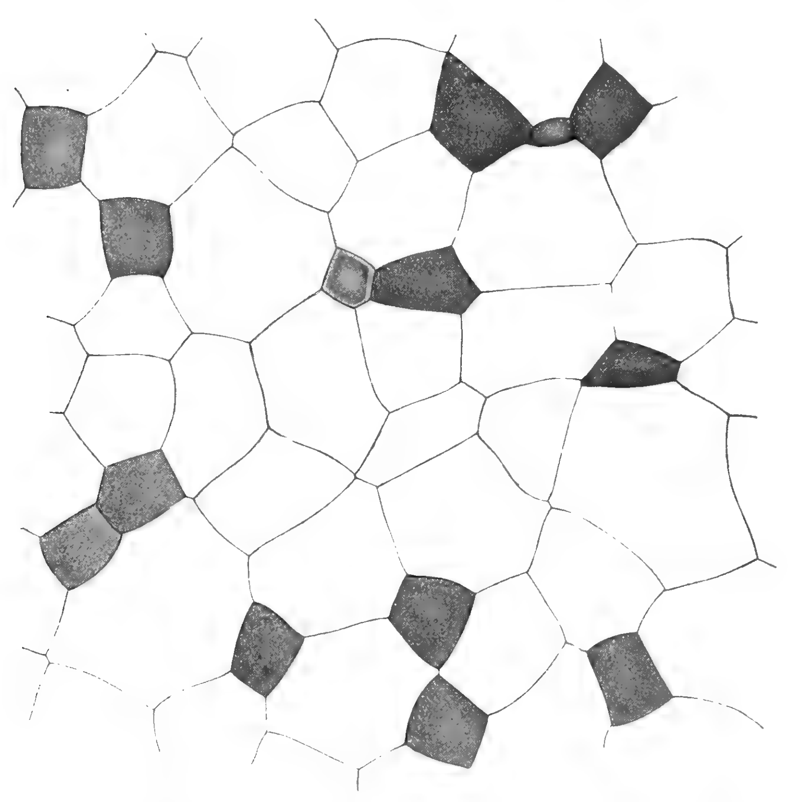


Fig. 148. Flächenschliff durch die Prismenschicht von *Pinna*. Zwischen der großen hellen liegen Querschnitte scheinbar dunkel gefärbter Prismen (vergl. Text). (Nach BIEDERMANN.)

leihen. Diesem Typus gehören neben einer großen Zahl von Seemuscheln auch unsere Süßwasser-Najaden an. Als das klassische Objekt darf wohl *Pinna* gelten. Hier besteht fast die ganze Schale mit Ausnahme eines nur dünnen Perlmutterüberzuges auf dem ältesten Teil der inneren Oberfläche aus prismatischen Kalkgebilden, welche wie Basaltsäulen nebeneinander liegen. Die einzelnen Prismen stehen fast oder ganz senkrecht zu den beiden Hauptflächen der Schale, so daß deren Dicke an Stellen, wo die innere (Perlmutter-)Schicht fehlt, durch ihre Länge und deren beide Flächen durch ihre Enden gebildet werden. Man kann sich von dieser bemerkenswerten

Struktur an Stückchen, die vom dünnen Schalenrand abgebrochen werden, ohne weiteres überzeugen. Von der Fläche gesehen erkennt man eine zierliche Mosaik ziemlich regelmäßiger Sechsecke, die unmitterbar an ein pflanzliches Parenchym oder an ein Plattenepithel erinnert und so die Täuschung CARPENTERs begreiflich erscheinen läßt. Dabei fällt auf, daß zwischen größeren hellen Flächen kleinere ganz dunkle sich einschieben. Es handelt sich dabei nicht, wie ich seinerzeit glaubte, um die optischen Querschnitte dunkel pigmentierter „Prismen", sondern, wie BÜTSCHLI richtig hervorhob, um den Erfolg totaler Reflexion an den stark zugespitzten Prismenenden (Fig. 148). Die gleiche Erscheinung läßt sich auch bei *Anodonta* leicht konstatieren.

Betrachtet man einen Querschliff durch die Prismenschicht von *Pinna* oder *Meleagrina* der parallel mit den Achsen der Prismen geführt wurde (Fig. 149), so sieht man, daß, während viele Prismen durch die ganze Dicke der Schicht hindurchgehen, andere sich zwischen diesen zuspitzen und auskeilen. Jeder solche Schliff läßt auch sofort die außerordentlich verschiedene Dicke der Prismen erkennen, die ja auch schon auf Flächenschliffen auffällt. Querschnitte zeigen nun, daß die langen Prismen im allgemeinen von der Schalenoberfläche nach innen hin an Dicke zunehmen und daß gleichzeitig in derselben Richtung die Zahl der kurzen spitz endigenden (sich auskeilenden) Prismen abnimmt. Man hat es demnach in der Nähe der Schalenoberfläche mit einer fast zusammenhängenden Lage schmaler und kurzer Prismen zu tun, von denen bei wei-

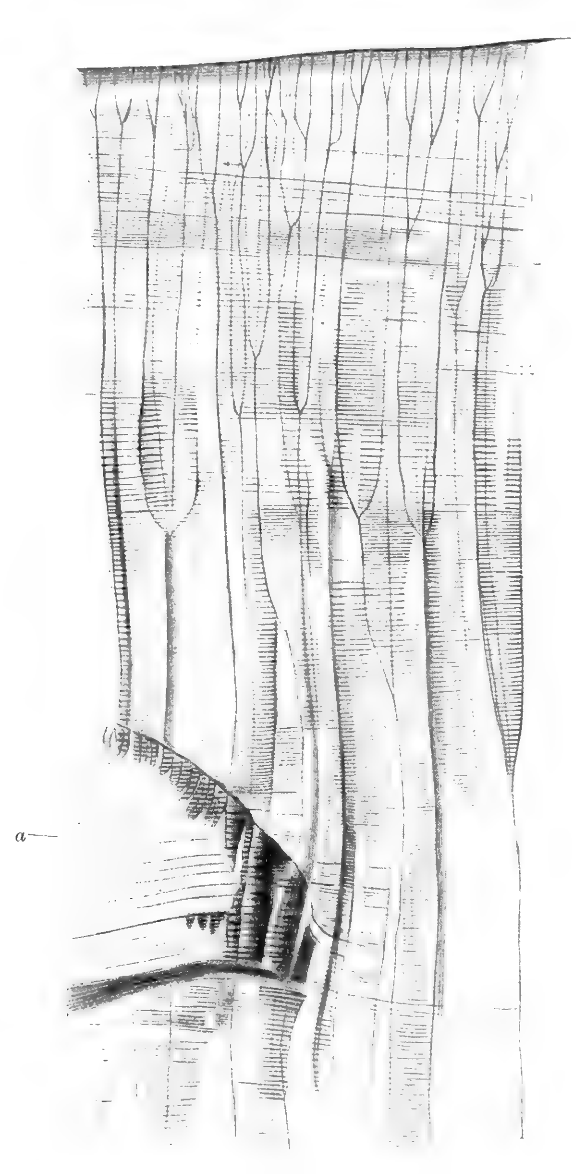


Fig. 149. Querschliff durch die Prismenschicht von *Meleagrina margaritifera*. Sehr deutliche Querstreifung, zahlreiche auskeilende Prismen, *a* Perlmuttersubstanz im Querschnitt gesehen. (Nach BIEDERMANN.)

tem die meisten sozusagen unterwegs endigen, d. h. die innere Begrenzungsfläche der Prismenschicht nicht erreichen. Es ist infolgedessen die Zahl der Prismen innerhalb einer gegebenen Fläche nahe der Schalenoberfläche viel größer als in der Mitte oder gar in der Nähe der inneren Begrenzungsfläche. Prägt sich dieses Verhalten schon ganz deutlich bei *Pinna* aus, so ist es doch noch unvergleichlich viel auffälliger bei der Perlmuschel (*Meleagrina margaritifera*), wo die Prismenschicht vielfach nicht eine einheitliche Lage darstellt, sondern aus mehreren ganz scharf voneinander abgesetzten Etagen besteht, von denen jede einzelne offenbar einer gewissen Wachstumsperiode der Schale entspricht (Fig. 149).

Die Prismenschicht besteht somit nicht allein aus wirklichen Prismen, sondern zum guten Teil aus kegelförmigen oder, mit Rücksicht auf die mehrflächige Begrenzung, aus pyramidenförmigen Gebilden von sehr verschiedener Länge.

Bei verschiedenen Muscheln findet man nun mehr oder weniger erhebliche Abweichungen von dem eben geschilderten Bau der Schalen, die sich namentlich in der sehr wechselnden Entwicklung der Prismen und Perlmutterschicht ausprägen. Sehr interessante Verhältnisse bietet die Flußperlmuschel (*Margaritana margaritifera*) dar. Hier ist bei jungen Exemplaren die Perlmutterschicht sehr dünn und Periostracum und Prismenschicht nehmen den größten Teil des Schalenquerschnittes ein. Ganz anders verhält es sich bei der erwachsenen Muschel, wo die Perlmutterschicht bei weitem überwiegt. Nach dem Schloß zu übertrifft sie die Prismenschicht 7—8mal an Dicke, nimmt dann nach dem Schalenrande hin allmählich ab, um sich schließlich hier abermals zu verdicken (Fig. 150). Die Lage der Prismen ist in diesem

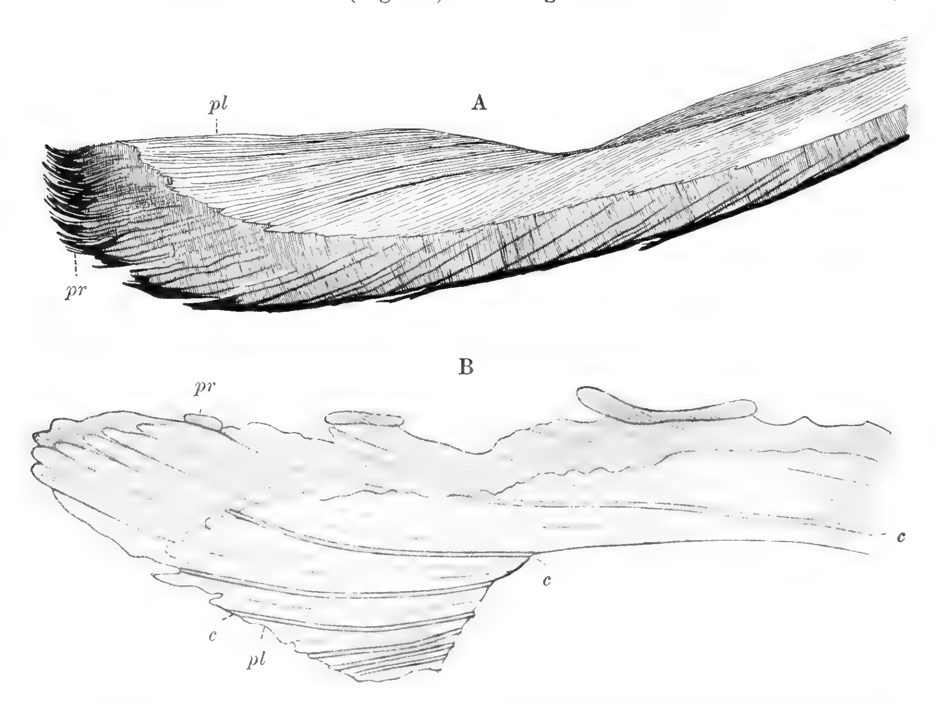
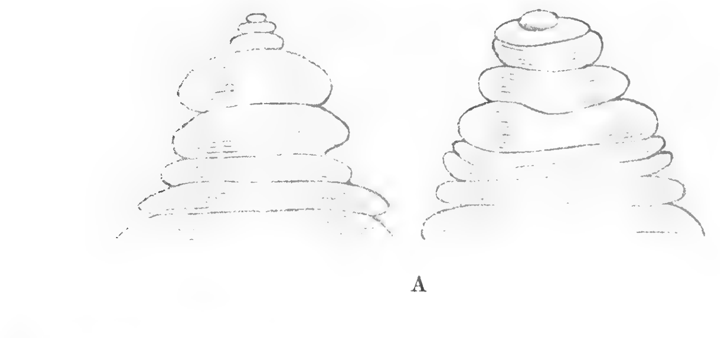
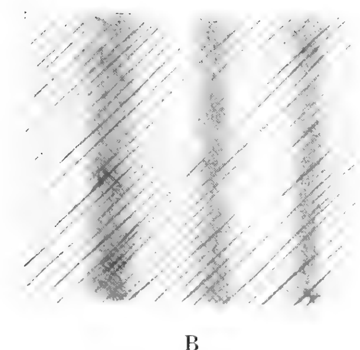


Fig. 150. A *Margaritana margaritifer*. Querschliff durch den Schalenrand einer ausgewachsenen Muschel (6 : 1). *pr* Prismenschicht, *pl* Perlmutter, *c* Conchiolinschichten. (Nach O. Römer.)
B Ebensolches Präparat etwas stärker vergrößert. (Nach O. Römer.)

Falle eine ungewöhnlich schräge und man könnte sie fast als tangential bezeichnen. Die Schichtlinien der Perlmutter verlaufen demnach nicht wie bei *Pinna* senkrecht zur Längsachse der Prismen, sondern derselben parallel. Im äußeren Periostracum stecken die Prismen teils mit abgerundeten und etwas verschmälerten, teils aber auch mit stark verjüngten Enden, die wie aus aufeinander gelegten, immer kleiner werdenden linsenartigen Scheibchen gebildet erscheinen (Fig. 151 A). Nach dem Schalenrande zu sieht man vom äußeren Periostracum aus Conchiolinlamellen nach innen in die Prismenschicht eindringen und auf diese Weise dünne Prismenschichten abgrenzen (Fig. 150). In der Regel finden sich diese „inneren" Periostracumlamellen vor der Grenzlinie zwischen Perlmutterschicht und Prismenschicht, doch gibt es immer auch solche, die sich in die erstere hinein fortsetzen (Fig. 150 B). Schon Tullberg (171) war diese höchst bemerkenswerte Tatsache bekannt und er knüpft daran die Bemerkung: „es ist keinem Zweifel unterworfen, daß die dunklen Schichten darin (d. h. in der Perlmutterschicht) Bildungen desselben Stoffes und derselben Art sind wie die Schichten des (äußeren) Periostracums". Rubbel (150) konnte in einem Falle eine solche Conchiolinlamelle vom Schalenrand bis an den Eindruck des hinteren Schließmuskels verfolgen.



A



B

Fig. 151. A *Margaritana*. Längsschliff durch das Periostracum, entkalkt; zeigt die äußeren Enden zweier Prismenräume. (Nach O. Römer.)

B *Mytilus edulis*. Schliff durch die äußere Substanz (Prismenschicht) senkrecht gegen den Schalensaum. Die dunklen Ränder sind Zuwachslinien. (Nach Tullberg.)

Bei *Mytilus* hat Nathusius v. Königsborn (126) der unter dem Periostracum gelegenen Prismenschicht („blaue Schalenschicht") eine sehr eingehende Schilderung gewidmet. „Auf allen Schliffen quer durch die Schale sieht man schon bei mäßiger Vergrößerung eine feine parallele Streifung der blauen Schicht, die bei Schliffen, welche in den vom Wirbel ausgehenden Radien liegen, fast überall einen Winkel von 45° gegen die Flächen bilden" (Fig. 151 B). Bezüglich des feineren Baues der Prismen bestehen Unterschiede bei verschiedenen Muscheln. Wenn G. Rose die Prismen bei *Pinna* als „aus einer sehr homogenen Substanz" bestehend beschreibt,

so kann damit nur das Aussehen des Querschnittes gemeint sein, da die Längsansicht die Nichthomogenität sofort verrät. Betrachtet man einen möglichst dünnen Querschliff durch die Schale, so bemerkt man an allen der Länge nach getroffenen Prismen sogleich feine Quer- und Längslinien, wobei die letzteren meist weniger deutlich sind als die Querstreifen und, was sehr bemerkenswert ist, bei *Anodonta* und *Margaritana* der Prismenachse nicht parallel verlaufen, sondern gegen das äußere Ende hin konvergieren (Fig. 152). Die Querlinien verlaufen bisweilen nahezu gerade, die Prismenachse unter rechtem Winkel schneidend (*Pinna*), vielfach aber

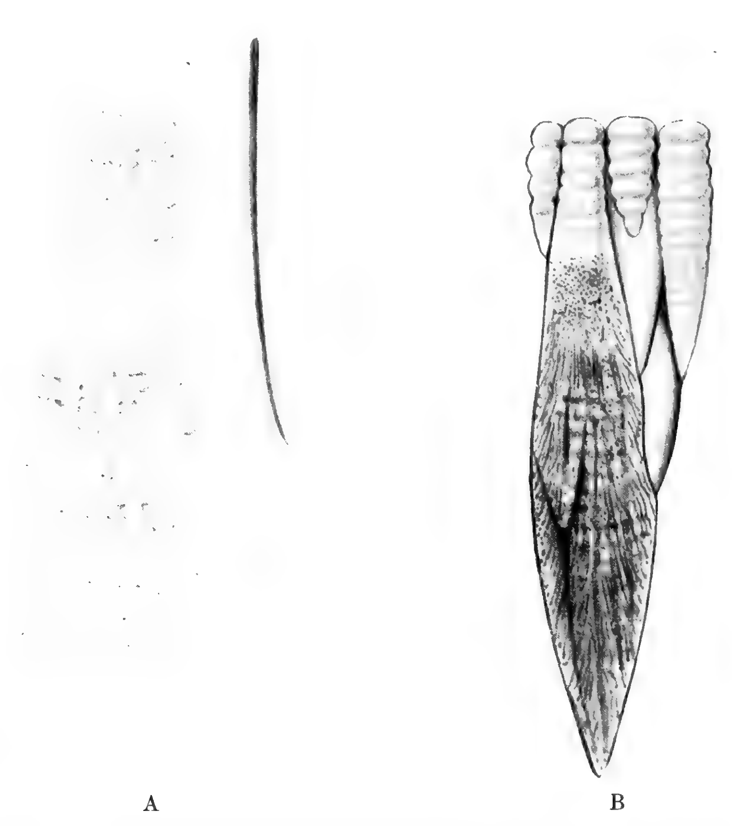


Fig. 152. A *Anodonta cellensis*. Teil zweier mit 5-proz. Kalilauge isolierter, bei 105 ° getrockneter Prismen, das größere mit deutlicher Alveolarstruktur. Optischer Durchschnitt. B *Unio sinuatus* (subfossil). Einige noch zusammenhängende Prismen, nicht erhitzt; das große Prisma mit schöner Struktur. (Nach Bütschli.)

auch schwach gekrümmt, so daß sie „wie flache Bogen konzentrischer Kreise" aufeinnader folgen, deren Konkavität stets gegen die Außenfläche der Schale gerichtet ist. Bei Anwendung stärkerer Vergrößerung läßt sich feststellen, „daß diese Querlinien durch Aufeinanderfolge von Zonen der Prismensubstanz entstehen, die sich durch verschieden helles Aussehen, d. h. durch verschiedene Lichtbrechung unterscheiden". Von der weiteren Angabe Römers, der unter Bütschlis Leitung arbeitete, daß an besonders günstigen Stellen eine feine Wabenstruktur bemerkbar wird, indem zwischen den erwähnten, schon bei schwacher Vergrößerung sichtbaren Längs- und Querlinien noch andere blassere und feinere erscheinen (Fig. 152 A), habe ich mich mit Sicherheit

nicht überzeugen können. Wohl aber gelang es mir an Flächenschliffen der Prismenschicht von *Margaritana* wenigstens stellenweise Andeutungen einer Struktur zu erkennen, wie sie RÖMER beschreibt (l. c.), indem sich um einen in der Mitte oder etwas exzentrisch gelegenen Punkt eines Polygons ein sehr blasses konzentrisches Maschenwerk gruppiert, welches außerdem auch eine radiäre Anordnung erkennen läßt (Fig. 153 A). Die sehr starken Vergrößerungen, welche nötig sind, um derartiges zu sehen, machen mich aber zweifelhaft, ob es sich hier wirklich um den Ausdruck einer „Wabenstruktur" handelt. Zugunsten einer solchen Auffassung scheinen nun allerdings die Veränderungen zu sprechen, welche man an Prismen beobachtet, die im Platinlöffel mit geschmolzenen Jodkalium behandelt wurden (Schmelzpunkt 634°). „Das ganze Objekt erscheint dann von feinen Hohlräumchen (Alveolen) durchsetzt, die sich gleichzeitig in Quer- und Längsreihen anordnen (Fig. 153 B) und offenbar mit Gas erfüllt sind. Auch an Zonen, die vor dem Erhitzen vollkommen strukturlos erschienen, kann man

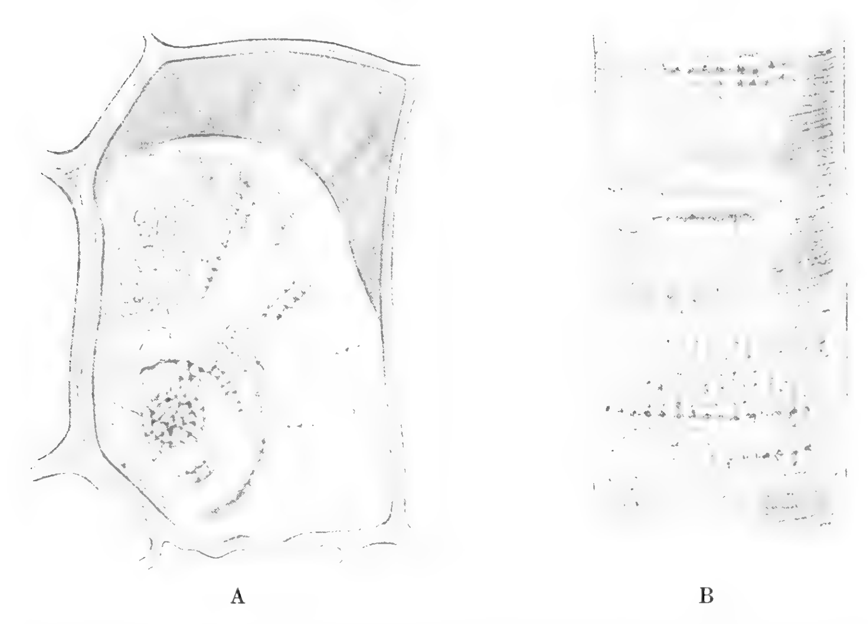


Fig. 153. A *Margaritana*. Querschliff durch ein Prisma nahe dem ins Periostracum eingepflanzten Ende. B Isoliertes Prisma in Jodkalium erhitzt. (Nach O. RÖMER.)

jetzt meist Strukturen wahrnehmen", die im Sinne BÜTSCHLIs als „globulitisch-wabig" zu bezeichnen wären. Wie ich bestätigen kann, treten die geschilderten Erscheinungen beim Erhitzen namentlich an den Prismen von *Meleagrina margaratifera* mit Deutlichkeit hervor. Es darf nicht unerwähnt bleiben, daß auch schon NATHUSIUS v. KÖNIGSBORN an den Prismen von *Meleagrina* Hohlräumchen beschreibt (l. c. p. 89), welche er aber in die von ihm angenommenen organischen, den Querstreifen entsprechenden Querscheidewände verlegt. Die betreffende charakteristische Stelle sei hier wörtlich mitgeteilt: „Stellt man genau auf die Oberfläche eines Flächenschliffes durch die Wabenschicht (d. h. Prismenschicht) ein, so zeigt der Inhalt des Netzes, welches durch die Querschnitte der organischen Septa gebildet wird (d. h. also die Querschnittsfläche eines Prismas) nur eine gewisse Trübung und Unklarheit. Senkt man nun allmählich den Tubus, so tritt plötzlich ein Moment ein, wo in diesem Inhalte eine Lage ganz feiner dunkler Körnchen von ziemlich unregelmäßiger

Gestalt sichtbar wird. . . . Beim weiteren Senken des Tubus werden sie hell, sind also Hohlräumchen. Ihr gleichzeitiges Ein- und Austreten aus dem Focus beweist, daß sie eine horizontale Lage bilden etc."

So sehr nun die Prismenschicht der verschiedensten Muscheln in ihrer Totalität einen sozusagen „mineralischen" Eindruck macht und ohne nähere Untersuchung zweifellos als völlig anorganisch gedeutet würde, so überzeugt man sich doch leicht, daß jedes einzelne Prisma von organischer Substanz umhüllt wird. Löst man nämlich den Kalk durch vorsichtige Behandlung mit Säuren weg, so bleibt, wie seit langem bekannt, ein Gerüst oder Skelett übrig, welches in allen Details das ursprüngliche Prisma zu wiederholen scheint. Handelt es sich um einen Schliff parallel der Schalenfläche, also senkrecht zur Längsachse der Prismen, so bleibt die polygonale Felderzeichnung völlig erhalten und jedes Feld erscheint von den benachbarten durch eine bräunlichgelbe Zwischensubstanz getrennt, welche meist ziemlich reichlich vorhanden ist und an einem mir vorliegenden Präparat von *Pinna* vollkommen homogen erscheint (Fig. 154a). Die Aehnlichkeit mit einem Querschnitt durch ein verholztes Pflanzenparenchym ist in solchem Falle außerordentlich groß und man kann sich nicht wundern, wenn Carpenter zu der Ansicht

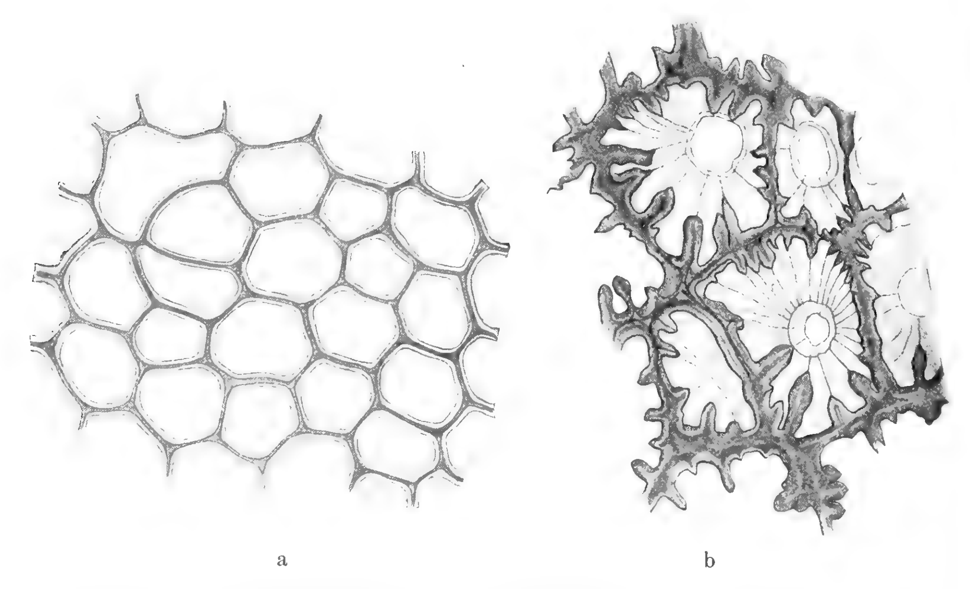


Fig. 154. a Flächenschliff durch die Prismenschicht von *Pinna* entkalkt. b Aus einem entkalkten Flächenschliff durch gelappte Prismen von *Anodonta* (organische Längssepten). (Nach Biedermann.)

gelangte, daß die Prismen durch Verwachsung von Mantelepithelzellen entständen. Er läßt diese wie Knorpelzellen im Innern einer Intercellularsubstanz entstehen, welche in dem Maße als die Zellen sich vergrößern, allmählich zurücktritt; hierauf sollen die Zellen Kalk in sich aufnehmen, um schließlich sich gegenseitig abplattend eine polygonale Gestalt anzunehmen.

An entkalkten Schliffen senkrecht zur Ebene der Schalen, also parallel zur Längsachse der Prismen, oder auch an dickeren Flächenschliffen, wo an etwas gedrückten Stellen Prismen im optischen Längsschnitt erscheinen, erkennt man auf deren Wänden ganz deutlich dieselbe Querstreifung, wie sie auch vor der Entkalkung sichtbar war.

Die meisten älteren Autoren (v. NATHUSIUS, GÜMBEL) vertraten die Ansicht, daß die Kalkprismen von organischer Substanz nicht nur umhüllt, sondern auch reichlich durchsetzt seien; Querscheibchen der Prismen sollten durch quergespannte Conchiolinmembranen voneinander getrennt sein. RÖMER versuchte die Frage neuerdings (l. c.) durch vorsichtige Entkalkung isolierter Prismen zu entscheiden. Er fand, daß sich unter dem Einfluß verdünnter HCl (2-prom.) die Conchiolinscheide allmählich abhebt. Die Konturen des Prismas erscheinen dann wellig, was offenbar daher rührt, daß dichtere mit weniger dichten Kalkschichten alternieren. Die ersteren werden langsamer angegriffen als die anderen. Schließlich verbleibt an Stelle des Kalkprismas nur ein ganz geringer schattenhafter Rückstand. RÖMER schließt daraus, „daß im großen und ganzen in der Muschelschale der kohlensaure Kalk und die organische Substanz hinsichtlich ihrer räumlichen Anordnung scharf voneinander getrennt sind“ und daß die letztere nur in Form von Scheiden oder Hülsen entwickelt ist, welche die Prismen von außen umgeben, ohne als Querscheiben ins Innere einzudringen. Ich bin mit CARL (30) und RUBBEL (150) geneigt, das als Zwischensubstanz fungierende Conchiolin mit dem Periostracum zu identifizieren, wofür nicht nur das ganze physikalische und chemische Verhalten spricht, sondern vor allem auch die Entstehungsgeschichte, von der später die Rede sein wird. Die gröbere Querstreifung der entkalkten Prismenhüllen bezieht RÖMER (l. c.) auf im Längsschnitt als Knoten erscheinende leistenförmige Verdickungen, die ringförmig um das ganze Prisma herumlaufen und mit denen benachbarter Elemente in einer Flucht liegen, die feineren Querlinien sollen durch reihenweise gestellte Waben hervorgerufen werden. Bei *Anodonta* (besonders in der Nähe des Schalenrandes) ist die organische Grundmasse auch in Form von Längssepten entwickelt, welche von der Peripherie her mehr oder weniger tief in die Substanz der Prismen einschneiden und so eine Art von Kanellierung oder Faltung derselben erzeugen (Fig. 154 b). In der Mehrzahl der Fälle zeigt die Conchiolinmasse (und zwar nicht nur der äußere Ueberzug der Schale) eine mehr oder weniger intensive Färbung (Gelb, Braun, Grün). Bisweilen erscheint auch die Substanz der Prismen selbst gefärbt (blaue Schalenschicht von *Mytilus*).

Wir wenden uns nun zur Besprechung der noch viel verwickelteren Struktur der Perlmutterschicht.

Seit langem ist es bekannt, daß die Perlmuttersubstanz aus übereinander geschichteten äußerst dünnen Lamellen besteht. Bei *Pinna nigrina*, wo die Perlmutterlage vom Schlosse aus kaum bis zur Hälfte der Prismenschicht reicht, wird sie nach G. ROSE von „äußerst dünnen durchsichtigen Blättern gebildet, die teils glatt, teils mehr gerunzelt übereinander liegen. Die Falten liegen in mehr oder weniger parallelen Richtungen nebeneinander“. Auf diesen Umstand führt ROSE und mit ihm fast alle späteren Autoren das sehr charakteristische Aussehen von Flächenschliffen durch die Perlmutterschicht zurück, welche regelmäßig ein System feinzackiger Linien zeigen, welche mannigfach wechselnde Figuren bilden, weil die Schliffebene die Blättchen in ihren Falten oder Wellen schneidet (Fig. 155 a). Dieser Auffassung entspricht auch die Beschreibung, welche (1862) BRONN in seinen Klassen und Ordnungen von der histologischen Struktur der Perlmutterschicht gibt (Bd. 3, Abt. 1, p. 346). Nach ihm besteht dieselbe „aus zahllosen äußerst dünnen Blättchen, welche vom Schlosse aus um so weiter nach dem gegenüberstehenden Schalenrand reichen, je jünger sie sind, d. h. je weiter zur Zeit ihrer Entstehung dieser Rand schon vom Schlosse entfernt gewesen ist. Ihre Anzahl wächst daher mit dem Alter und der Dicke der Perlmutterschicht. Ihre Ränder decken sich nicht, sondern liegen treppenartig übereinander, indem jedes spätere Blättchen dieser Art seinen Rand über den des vorangehenden hinausschiebt. Diese Blättchen sind ferner nicht eben, sondern fältelig, infolgedessen die Ränder keine einfachen, sondern wellige und zackige ganz unregelmäßige Linien bilden“.

Mit dem Bilde eines Flächenschliffes durch die Perlmuttersubstanz mit seinen zahlreichen mehr oder weniger parallel nebeneinander herlaufenden Zickzacklinien ist nun, wie E. Ehrenbaum (53) hervorgehoben hat, das Aussehen eines Querschliffes zunächst schwer in Einklang zu bringen. „Man bemerkt hier regelmäßig als Ausdruck einer lamellären Schichtung Systeme von äußerst zahlreichen fast ganz gerade und parallel miteinander verlaufenden Linien, die bei ihren geringen Abständen voneinander oft eine solche Feinheit zeigen, daß sie jeder Wiedergabe durch die Zeichnung zu spotten scheinen.“ (Fig. 149a.) An vielen Stellen sollen die parallelen Linien der Lamellen durch senkrechte Querwände miteinander verbunden sein, wodurch das Ganze ein „auffallend backsteinartiges Aussehen“ erhält.

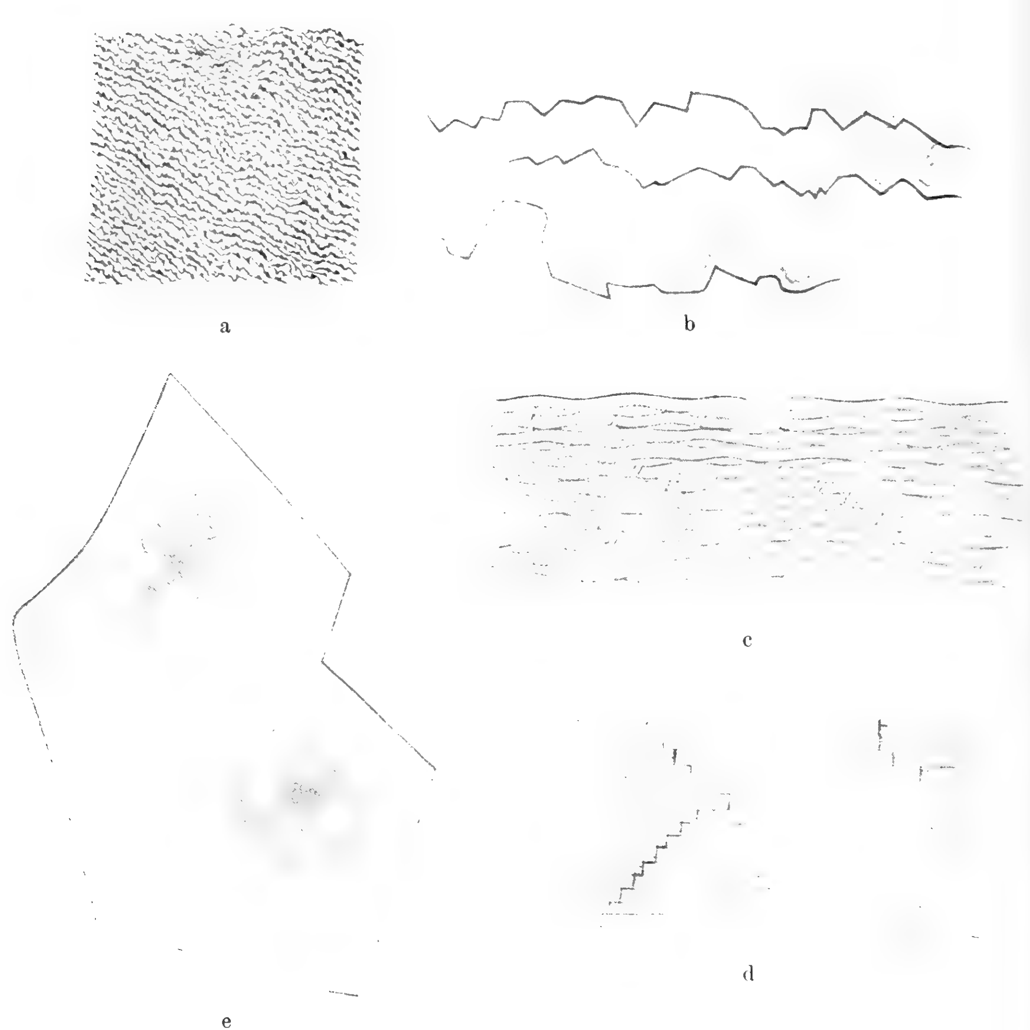


Fig. 155. a Tangentialschliff (Flächenschliff) durch die Perlmutterschicht von *Anodonta*. b Flächenschliff durch die Perlmutterschichten von *Margaritana*. (Stark vergr.). c Dieselben im Querschliff; man sieht Hohlräumchen zwischen den einzelnen Lamellen. d Dasselbe Präparat zerquetscht. e Perlmutterblättchen, von der Fläche gesehen (tiefe Einstellung). a Nach Biedermann, b—e nach O. Römer.)

Die feinen Schichten liegen nach Römer nicht glatt aneinander, sondern weichen (wenigstens bei *Margaritana*) in regelmäßigen Intervallen auseinander und schließen so kleine linsenförmige Hohlräume zwischen sich ein (Fig. 155 c). „Diese Hohlräume sind auf dem Querschliff in schrägen Reihen untereinander angeordnet. Von den Lückenräumchen scheinen an vielen Stellen feine dunkle spaltartige Linien auszugehen, die die benachbarten Kalklamellen in schiefer Richtung durchsetzen. Auch diese Linien sind in schrägen Reihen übereinander angeordnet, so daß ein solches Continuum von Spalten die Dicke der Perlmutter treppenartig durchsetzt. Die Treppen bilden oft die Grundlage von Sprüngen und Rissen, die namentlich beim Zerdrücken dünner Querschliffe hervortreten. . . . . Der ganze Schliff ist alsdann von zwei solchen Systemen, mitunter nach zwei gleichweit von der Schichtennormalen abweichenden Richtungen verlaufender treppenartiger Sprünge durchzogen (Fig. 155). Jede Treppenstufe hat meist die Dicke einer Elementarschicht der Perlmutter und die Elementarschichten werden durch die Sprünge in viele rechteckige Stücke von etwa gleicher Größe zerlegt.“ (Backsteine Ehrenbaums.) Uebereinstimmend mit dieser Struktur fand Römer an entkalkten Querschliffen feine Verbindungslamellen zwischen den Conchiolinschichten der Perlmutter, die ebenfalls treppenartig angeordnet sind. „Hiernach scheint es, als ob die organische Grundsubstanz der Perlmutter einen nicht rein lamellösen, sondern gleichzeitig auch gekammerten Bau zeigte. In den einzelnen Kammern ist dann der kohlensaure Kalk in Form der Perlmutterblättchen eingeschlossen.“ (Römer.) Betrachtet man einen dünnen Flächenschliff durch die Perlmutterschichten, so erscheint, wie schon erwähnt, das ganze Gesichtsfeld von scharf gezackten parallelen Linien durchzogen, die an einzelnen Stellen auseinanderweichen, an anderen zusammenrücken, ohne indessen einander zu schneiden (Fig. 155 a). Dieses zierliche und höchst charakteristische Bild erklärt sich, wie ich glaube, ganz einfach bei Berücksichtigung des Umstandes, daß die Lamellen der Permuttersubstanz nicht eine ebene, sondern eine gekrümmte Fläche überziehen. Dazu kommt noch, daß vom Schloßrand als dem ältesten Schalenteil der Muschel ausgehend jede folgende neugebildete Lamelle merklich über die nächstvorhergehende übergreift. Dementsprechend ist die Perlmutterschicht in der Wirbelhöhlung der Schale am dicksten, am Schalenrande am dünnsten. Das Uebergreifen der Lamellen bzw. ganzer Lamellensysteme erfolgt nun, wie man sich leicht durch Betrachtung der Perlmutterlage nach Abschleifen der Prismenschicht überzeugen kann, keineswegs in einer dem Schalenrande genau parallelen Linie, sondern es verläuft der Rand der Lamellen vielfach unregelmäßig geschwungen oder gezackt. Es ist klar, daß unter diesen Umständen jeder Flächenschliff durch die Perlmuttersubstanz eine System konzentrischer, untereinander paralleler Linien wird darbieten müssen, welche am Rande des Schliffes besonders dicht stehen und teils den Grenzlinien der schräg durchschnittenen Lamellen, teils den natürlichen Rändern derselben entsprechen.

Von besonderer Bedeutung hinsichtlich der Bildungsweise der Perlmuttersubstanz, wie der Schalenmasse überhaupt, ist das Bild, welches die innerste, jüngste Perlmutterschicht bei Untersuchung mit stärkeren Systemen darbietet. Man sieht dann regelmäßig bei Anschleifen der Perlmuttersubstanz von außen her an genügend dünnen durchsichtigen Stellen eine sehr gleichmäßige polygonale Felderung, die man auf den ersten Blick für den Abdruck einer flächenhaft ausgebreiteten Epithelschicht ansehen möchte, zumal ja die Perlmutterschicht während ihrer Bildung mit einer solchen in unmittelbarer Berührung steht (Fig. 155 b). Bekanntlich findet sich eine derartige Reliefzeichnung der Endflächen sezernierender Zellen auf der Unterfläche erstarrender Sekrete gar nicht selten und sind Beispiele namentlich bei den Chitinskeletten der Arthropoden vielfach bekannt. Diese „Zellenzeichnung“ der Perlmuttersubstanz hat auch schon Ehrenbaum bei *Mytilus* gesehen. „In einigen Fällen und regelmäßig bei Anwendung von Aetzmitteln oder auf ganz entkalkten Schliffen bemerkt man, daß die ganze Schlifffläche eine polygonale Felde-

rung zeigt, wobei die Grenzen der Polygone allemal mit den Zickzacklinien zusammenfallen.“ Auch v. Nathusius beobachtete bei der gleichen Muschel sowie bei *Meleagrina* nach Aetzung von Flächenschliffen der Perlmuttersubstanz mit Chromsäure netzförmige Zeichnungen, die nach der beigegebenen Abbildung (l. c. Taf. 6, Fig. 37 B) ohne Zweifel mit dem identisch sind, was ich auf der unversehrten Innenfläche von *Anodonta* sah. Ehrenbaum spricht von einer „prismatischen Gliederung der Perlmuttersubstanz, welche auf Flächenansichten in der polygonalen Felderung Ausdruck findet“ und bei *Mytilus* oft so auffallend sein soll, „daß sie die lamelläre Anordnung in den Hintergrund drängt. . . . Die hier auftretenden Prismen sind indessen denen der äußeren Substanz (d. h. der eigentlichen Prismenschicht) sehr unähnlich. Sie verlaufen nicht gerade, sondern erscheinen wellig und durcheinander gebogen, so daß das Ganze oft den Eindruck eines Geflechtes macht; auch stehen diese Prismen nicht immer lotrecht zur Ebene der Lamellen, sondern häufig etwas geneigt.“ Auch Römer leugnet, ohne sich der eben erwähnten Auffassung Ehrenbaums anzuschließen, jede Beziehung der Felderung zu den Zellen des absondernden Epithels. Eine sehr ausgeprägte vertikale „prismatische“ Gliederung der Perlmuttersubstanz beschreibt v. Nathusius (l. c.) an der fast nur aus solcher bestehenden Schale von *Nautilus*. Nach Appellöf (126) erfahren die horizontalen Schichten durch diese Linien keine Unterbrechung. Bei *Pinna* bietet die Perlmuttersubstanz stellenweise ein ganz abweichendes Bild, indem regelmäßig sechsseitige Kristalltafeln ausgebildet sind. Ein besonders günstiges Untersuchungsobjekt scheint nach G. Rose (l. c.) *Pinna seminuda* zu sein, deren Schale so dünn und durchscheinend ist, daß man ein Bruchstück davon ohne weiteres beobachten kann. „Hier sind fast überall die innersten Blätter der Perlmutterlage in einzelne Sechsecke zerfallen.“

Schon Gümbel (69) machte darauf aufmerksam, daß beim Zerdrücken dünner Blättchen der Perlmutterschicht in der Regel „kleine Fragmente von rundlich-eckigen Umrissen mit ausgezackten Rändern“ entstehen und hebt hervor, daß „dieses Zerfallen in eckige dünne Schüppchen in hohem Grade für die Perlmutterschicht charakteristisch sei“. Neuerdings hat auch Römer diese Tatsache, die wohl mit der geschilderten Struktur zusammenhängt, wieder hervorgehoben. „Zerquetscht man ein Stückchen Perlmutter (am besten nach Behandlung mit verdünnter Kalilauge), so erhält man lauter kleine unregelmäßige Polygone, in deren Innern oft ein Zentrum wahrzunehmen ist, um welches sich ein Maschenwerk in regelmäßiger oder unregelmäßiger Weise gruppiert. Die Polygone verhalten sich also ähnlich wie die Prismenquerschnitte, nur ist alles an ihnen kleiner, feiner und verschwommener“ (Fig. 155 e). Viel deutlicher soll nach demselben Autor die „Wabenstruktur“ der Perlmutterpolygone an (mit Jodkalium) erhitzten Blättchen hervortreten.

Nach allem Vorgebrachten sieht man leicht, daß die Struktur der Perlmutterlage noch in vielen Punkten der Aufklärung bedarf. Dazu kommt, daß sich in manchen Fällen noch innerhalb derselben eine weitere Differenzierung bemerkbar macht, was zur Unterscheidung einer äußeren und inneren Perlmutterschicht geführt hat, die (besonders deutlich bei *Margaritana*) durch eine schmale helle Zone von anderer Beschaffenheit getrennt werden. v. Nathusius bezeichnete diese letztere als „durchsichtige oder prismatische Perlmutterschicht“, Tullberg gibt ihr den indifferenten Namen „helle Schicht“, während sie F. Müller „Stäbchenschicht“ nennt.

Bei *Margaritana* erstreckt sich diese Zwischenzone von der Mantellinie her mit abnehmender Dicke gegen das Schloß. Sie erscheint überall dort besonders deutlich, wo sich Muskeln an die Schale ansetzen und ist um so mächtiger entwickelt, je länger ein Muskel an derselben Stelle haftet. So erreicht sie z. B. bei *Margaritana* am Innenrande des hinteren Schließmuskelansatzes die Dicke des äußeren Periostracums und bedeckt dort als kontinuierliche

Schicht die Schale mit einer 100—150 μ dicken Lage. Sie zeigt neben einer faserigen Querstreifung auch eine lamelläre Schichtung, die aber in ihrer Richtung von der angrenzenden Perlmutterschichtung ganz unabhängig ist. An Bruchstellen, die beim Schleifen entstehen, konnte RUBBEL (150) ihren prismatischen Charakter zweifellos feststellen. „Ist hiermit auch ein wesentliches Merkmal gegeben, worin die helle Schicht mit der Prismenschicht übereinstimmt, so bestehen doch zwischen beiden so durchgreifende Unterschiede, daß es hinreichend gerechtfertigt erscheint, die helle Schicht als besondere vierte Schalenschicht zu bezeichnen.“

Aus dem Bisherigen ergibt sich, daß wir es in der Schale der Lamellibranchier mit mindestens drei (oft vier) ihrer Beschaffenheit nach gänzlich verschiedenen Sekreten des Mantelepithels zu tun haben, welche offenbar nacheinander abgesondert werden und bei welchen, soweit sie kalkhaltig sind, das eigentlich Formbestimmende nicht sowohl die organische Grundsubstanz, als vielmehr der kohlensaure Kalk zu sein scheint.

Bekanntlich zeigt die innere Schicht der Muschelschalen durchaus nicht in allen Fällen die Eigenschaften der Perlmuttersubstanz. So bildet sie bekanntlich bei der Auster eine kreideweiße Lage, deren Bau in vieler Beziehung sehr merkwürdig ist. Ein mit einer Laubsäge hergestellter Schnitt durch die Schale vom Schalenrande aus durch den Schließmuskel bis zum Rande ergibt schon dem unbewaffneten Auge ein überraschendes Bild (Fig. 156). Vom Ansatz des Schließmuskels

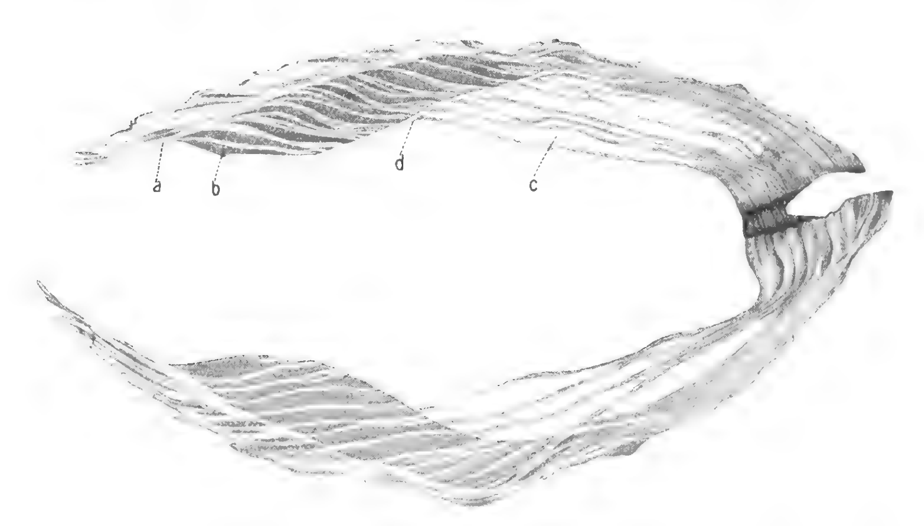


Fig. 156. Querschliff durch eine Austernschale ($1^1/_2$ vergr.). Die äußere Substanz größtenteils zerstört, *a* festere Schichten der inneren Substanz, *b* spongiöse Schichten der inneren Substanz, *c* Höhlungen der inneren Substanz, *d* durchsichtige Substanz. (Nach TULLBERG.)

nach dem Schloß hin findet sich ein System durch feine Zwischenwände vollständig voneinander getrennter Kammern, die beim lebenden Tier mit einer Flüssigkeit gefüllt sind (ähnlich auch bei *Spondylus*). Bei *Ostrea lamellosa* soll die Innenseite der flachen Hohlräume mit einzelnen Kalkspatrhomboëdern bedeckt sein. V. NATHUSIUS-KÖNIGSBORN (l. c.) fand im Querschliff einer jungen Austernschale, wo von diesen Höhlungen noch nichts zu bemerken war, die Grundsubstanz „von mehreren gelben Conchiolinschichten“ durchzogen, welche ganz mit Kalkspatrhomboëdern erfüllt waren. Auch in der vorderen Schalenhälfte finden sich zwischen festeren

Lagen einer Substanz, die hier offenbar die Perlmutter vertritt, ähnliche Hohlräume, die von einer kreideweißen Masse ausgefüllt werden.

ROSE erwähnt bereits dieses Verhalten, indem er bemerkt, daß „zwischen den verschiedenen Schichten der Perlmutterlage an verschiedenen Stellen, besonders bei dem Muskeleindruck, eine schneeweiße erdige Masse abgesondert vorkommt, die unter dem Mikroskop aus kleinen Stäbchen und Körnchen besteht, die aber eine regelmäßige Form nirgends erkennen lassen". Nach NATHUSIUS, welcher diese „Kreideschicht" näher untersuchte, handelt es sich keineswegs um eine amorphe Masse, sondern um „ein System von Septen" (vgl. NATHUSIUS, l. c. Taf. 15, Fig. 72 und 73). „Am deutlichsten treten jene Septen hervor, welche annähernd senkrecht auf den Lagen der Grundsubstanz stehen. Sie bilden ein System unregelmäßiger prismatischer Räume, welche aber in allen Richtungen von anderen Septen durchsetzt werden, so daß sich zahllose allseitig geschlossene Fächer bilden." Die Septen, von denen in Schliffen vorwiegend nur die Querschnitte deutlich zu sehen sind, bestehen, wie sich an geeigneten mit dem Rasiermesser gewonnenen Fragmenten erkennen läßt (l. c. Fig. 73 E), ihrerseits „aus einem Gewebe von Stäbchen oder Fasern, die sich in verschiedenen Winkeln kreuzen und so ein Netzwerk bilden, dessen Zwischenräume mit ganz feinen Platten ausgefüllt sind". „Das ganze Gewebe stellt also ein in verschiedenen Richtungen sich kreuzendes System von zarten Stäbchen und Fasern dar, die zwar wieder in verschiedenen Richtungen, aber doch in einer dominierenden — der senkrechten — durch Plättchen oder verkalkte Membranen verbunden sind." Viel mächtiger als bei *Ostrea edulis* ist die „Kreideschicht" bei gewissen fossilen Austern und auch bei anderen lebenden Arten entwickelt. So bildet bei *Ostrea lamellosa* die weiße erdige Masse förmliche Schichten, die mit anderen Schichten der Perlmutterlage abwechseln und diese an Dicke weit übertreffen. Sie haben ein faseriges Aussehen und lassen sich leicht zerdrücken.

Die eigentliche Grundsubstanz der Schale, in welcher diese verschiedenen teils Flüssigkeit teils Luft führenden Hohlräume liegen und aus welcher auch die diese trennenden Scheidewände bestehen, ist die von CARPENTER als „subnacreous" bezeichnete. Ihr Bau ist von dem der Perlmutterlage bei *Pinna* und den anderen bisher genannten Muscheln wesentlich verschieden. „Betrachtet man die Ränder von dünnen Bruchstücken unter dem Mikroskop, so sieht man, daß sie nicht bloß aus dünnen parallel übereinander liegenden, glatten oder gerunzelten Blättchen bestehen, sondern aus breiten, der Länge nach gestreiften Rändern, die wohl aus ähnlichen übereinander liegenden Blättchen bestehen, selbst aber in verschiedener oft rechtwinkliger Richtung übereinander liegen (G. ROSE, l. c. Taf. 2, Fig. 1 und 2). So übereinander liegende Streifen bilden nun übereinander liegende Schichten, die im ganzen die Perlmutterlage ausmachen, die daher auch nicht die Durchscheinenheit und den starken Perlmutterglanz haben wie die echte Perlmutter." (G. ROSE.) v. NATHUSIUS will die erwähnte Längsstreifung auf ein System feiner Röhrchen beziehen, welche die Substanz durchsetzen.

Die äußere Prismenschicht zeigt bei *Ostrea* im allgemeinen ein gleiches Verhalten wie bei *Pinna*, doch sind die einzelnen Prismen runder und nicht so kantig wie bei dieser und die ganze Lage gewöhnlich nur sehr dünn und oft auch nicht völlig zusammenhängend, „da sie nur aus den äußeren Rändern der verschiedenen nebeneinander liegenden bei dem jedesmaligen Wachsen des Tieres immer mehr vorgeschobenen Schichten der Perlmutterlage besteht und diese oft nicht aneinander stoßen" (G. ROSE; vgl. Taf. 15, Fig. 74 bei v. NATHUSIUS).

3. Physikalische und chemische Eigenschaften der Schalen.

a) Die Aragonitfrage (Aetzversuche).

Der erste, welcher die Schalen der Schnecken und Muscheln mit Rücksicht auf die Struktur des Kalkes genauer untersuchte, war

schon vor mehr als 100 Jahren Graf Bournon, der diesen Untersuchungen einen besonderen Abschnitt in seinem großen Werke über den Kalkspat und Aragonit widmete. Er beschreibt ausführlich die Struktur der Schalen von vielen Uni- und Bivalven und kommt zu dem Resultate, daß sie sämtlich aus Kalkspat bestehen, dessen Spaltungsflächen auf dem Bruch derselben oft noch so deutlich zu erkennen seien, daß er von dem Kalkspat in der anorganischen Natur nicht zu unterscheiden sei. Die Mollusken sonderten demnach zwar den $CaCO_3$ ab, aber einmal abgesondert kristallisiere er den Kristallisationsgesetzen des Kalkspats gemäß wie in der anorganischen Natur. Graf Bournon untersuchte auch das spezifische Gewicht und die Härte der Conchylien und fand jenes im Mittel 2,779, im allgemeinen also etwas höher als beim Kalkspat. Ebenso fand er auch die Härte etwas höher. Dessenungeachtet sah er darin keinen Grund, den $CaCO_3$ der Schalen nicht für Kalkspat zu halten und schob die Ursache auf die eigentümliche Struktur. Ueber das spezifische Gewicht der Molluskenschalen machte später auch de la Bèche (5) einige Bestimmungen, die er bei Gelegenheit seiner Untersuchungen über das spezifische Gewicht der auf der Oberfläche der Erde verbreiteten Substanzen anstellte, um daran einen Anhalt für das mittlere spezifische Gewicht der Erde zu haben. [Eine von ihm gegebene Tabelle findet sich in Roses Arbeit abgedruckt (l. c. p. 67).] Auch er fand das spezifische Gewicht der Schalensubstanz in der Regel höher als das des Carrarischen Marmors, sich dem des Aragonits nähernd, ohne aber diese Untersuchungen, die zu ganz anderem Zwecke angestellt waren, in bezug auf die Beschaffenheit des $CaCO_3$ der Muschelschalen weiter zu verfolgen. Durch dieses hohe spezifische Gewicht, sowie durch eine Bemerkung von Brewster, daß die Perlmutter wie der Aragonit zwei Achsen doppelter Strahlenbrechung habe, aufmerksam gemacht, stellte Necker (128) eine Untersuchung über die Härte der Muschelschalen an, um zu sehen, ob sie wie der Aragonit auch darin den Kalkspat überträfen. Er fand diese Vermutung bei einem großem Teil der Muschelschalen bestätigt und gibt nun über die, welche er untersucht und die mehr oder weniger stark den isländischen Doppelspat ritzen, eine Tabelle (vgl. Abdruck bei G. Rose, l. c. p. 67 f.). Necker schließt nun aus diesen wie aus den früheren Untersuchungen, daß wohl der größte Teil der Conchylien aus Aragonit bestehe. Daß das spezifische Gewicht der Conchylien noch immer nicht das spezifische Gewicht des Aragonits erreicht, liege nur an dem Gehalte der Conchylien an organischer Substanz, deren spezifisches Gewicht gewiß sehr gering wäre und daher um so mehr das spezifische Gewicht der Schalen verringern müsse, in je größerer Menge sie in ihnen enthalten wäre. Indessen könnte vielleicht auch Kalkspat zum Teil in die Zusammensetzung gewisser Muscheln eingehen und könnten speziell die beiden Schichten, aus welchen manche Muschelschalen bestehen, wie z. B. bei den Anodonten und Unionen, derart verschieden sein, daß die eine aus Kalkspat, die andere aus Aragonit besteht. Ein weiterer Fortschritt wurde durch eine Untersuchung von Leydolt (103) herbeigeführt. In einem Anhang seiner interessanten Abhandlung über die Struktur und Zusammensetzung des Aragonits untersucht er auch den Zustand des $CaCO_3$ in den kalkigen Teilen der wirbellosen Tiere und zwar mittels der Methode des Anätzens mit Säure. Man erhält

so ganz bestimmte Eindrücke (Aetzfiguren), die bei Kalkspat und Aragonit ganz verschieden sind und wenn auch gewöhnlich nur sehr klein, doch unter dem Mikroskop betrachtet, deutlich erkennbar sind. Da dies aber nur dann möglich ist, wenn die untersuchten Stücke durchsichtig sind, so machte er bei den undurchsichtigen Abgüsse von Hausenblase, die alle Eindrücke genau wiedergeben und unter dem Mikroskop betrachtet, dieselben Dienste tun wie die durchsichtigen geätzten Stücke. Die Eindrücke (Aetzfiguren) sind auf einer senkrecht zur Hauptachse geschliffenen und geätzten Fläche beim Kalkspat rhomboëdrisch, beim Aragonit rhombisch; in beiden Fällen haben sie eine ganz bestimmte Lage. So gelangte er zu der Ansicht, daß die Prismenschicht der Schale von *Pinna* Kalkspat sei und jedes Prisma ein Kristallindividuum enthalte, dessen Hauptachse mit der Achse des Prismas zusammenfällt, während die Nebenachsen in den einzelnen Prismen („Zellen“ Carpenters) eine verschiedene Lage haben. „Dadurch ist es erklärbar, fährt er fort, daß beim Zerbrechen der oft bedeutend dicken Schale von *Pinna* keine Teilbarkeit wahrgenommen werden kann, indem dieselbe immer nur innerhalb des Raumes der ganz dünnen Zellen (d. h. Prismen) wahrgenommen werden kann.“ Bei der Perlmutterschicht, besonders am Schlosse, erhielt Leydolt durch Aetzung Eindrücke von Rhomben und Sechsecken, die in ihren Winkeln ganz den Gestalten des Aragonits entsprechen und schloß daraus, daß diese Lage der *Pinna*-Schale Aragonit sei. Leydolt folgert aus diesen Beobachtungen, zu denen sich noch einige optische Erscheinungen hinzugesellten, daß der $CaCO_3$ in den Mollusken wie überhaupt in den wirbellosen Tieren teils dem Kalkspat, teils dem Aragonit angehöre, daß bei einigen Gebilden bloß Kalkspat, bei anderen Kalkspat und Aragonit und zwar bald der eine bald der andere in größerer Menge vorhanden sei. Bei den meisten Muscheln, welche keinen Perlmutterglanz haben, bestehe er aus Kalkspat, bei *Meleagrina* größtenteils aus Aragonit, bei *Pinna*, *Malleus* der äußere größere Teil aus Kalkspat, der innere kleinere perlmutterglänzende aus Aragonit. Daß Aragonit in den Schalen der Mollusken vorkommt, scheint wohl hiernach festgestellt zu sein, aber die vielen Widersprüche in den Angaben und die Wichtigkeit dieser Tatsache, besonders das Zusammenvorkommen von Kalkspat und Aragonit in einer und derselben Schale waren Veranlassung, daß G. Rose in seiner ausgezeichneten Arbeit die ganze Frage nochmals einer eingehenden Prüfung unterzog. In Uebereinstimmung mit Leydolt konstatiert er, daß die Prismen bei *Pinna* aus Kalkspat bestehen und jedes einem besonderen Kristallindividuum entspricht, dessen Achse der Achse des Prismas parallel ist.

Betrachtet man den Querbruch von einem Stück der Schale von *Pinna* mit der Lupe und beizt dasselbe etwas, so kann man nach G. Rose (146—149) die gegen die Achse geneigten rhomboedrischen Spaltungsflächen erkennen und sehen, daß sie in jedem Prisma eine verschiedene Lage haben, die Kalkspatindividuen also, wenn sie auch mit ihren Hauptachsen parallel stehen, mit ihren Nebenachsen in jedem Prisma eine verschiedene Lage haben. Von ganz besonderer Bedeutung sind aber die Aetzfiguren, welchen G. Rose ein eingehendes Studium

widmete. Am wichtigsten sind die der geraden Endfläche. „Hier entstehen beim Kalkspat durch Aetzen mit HCl immer vertiefte gleichseitige Dreiecke, deren Seiten stets den Kombinationskanten der geraden Endfläche mit der Fläche des Hauptrhomboeders oder, was dasselbe ist, mit dem ersten sechsseitigen Prisma parallel gehen und in deren Mitte sich die Endecken des Hauptrhomboëders erheben, so daß also die Spaltungsflächen dadurch sichtbar werden. Beim Aetzen der geraden Endfläche des Aragonits erhält man lauter Streifen, die der kurzen Diagonale des rechtwinkligen Querschnitts des Prismas von 116° parallel gehen. Es sind Längsprismen, die sich nach den Enden in Rhombenoktaëder ausspitzen, wodurch verschiedene, oft ganz rhombische Figuren entstehen." Hat man nun kleine Platten der Schale von *Pinna* rechtwinklig zur Prismenschicht angeschliffen und untersucht dieselben nach kurzer (30—60 Sekunden) Aetzung mit nur wenig verdünnter Säure, sei es direkt (bei dünnen Stücken), sei es nach Abdrücken in Hausenblase, so sieht man in jedem Prisma die rhomboëdrischen Eindrücke, wie auf der geraden Endfläche des Kalkspatprismas und zwar in jedem Prisma in verschiedener Stellung (Fig. 157).



Fig. 157. Querschliff durch die Prismenschicht von *Pinna*, mit konzentrierter Ameisensäure $1^1/_2$ Minuten geätzt. Aetzfiguren teils gleichseitige Dreiecke (in den Prismen, die genau senkrecht zur optischen Achse geschliffen sind), teils ungleichseitige Dreiecke (Prismen, deren optische Achse zur Schliffebene geneigt ist.) Innerhalb eines Prismas liegen alle Aetzfiguren mit genau parallelen Seiten. (Nach v. Ebner.)

Ein ganz wesentlich anderes Resultat ergab nun die Untersuchung der Perlmutterschicht bei *Pinna*, über deren Struktur schon oben gehandelt wurde. „Wenn man eine geschliffene Platte der Perlmutter von *Pinna* oder von *Avicula margaritifera*, die ganz dieselbe Struktur hat, mit HCl ätzt, so sieht man krumme, ungefähr parallele etwas unebene Linien, welche die Durchschnittslinien der dünnen Schichten mit der Schnittfläche sind.“ Leydolt erhielt unter gleichen Umständen an manchen Stellen symmetrische Sechsecke, welche später G. Rose bei *Pinna nigrina* auf der inneren Seite der Perlmutterlage, kurz vor ihrem Ende, wo sie sich an der Prismenschicht auskeilt, auch ohne Aetzung fand (vergl. oben). Es unterliegt nach G. Rose keinem Zweifel, daß die Sechsecke symmetrische Sechsecke sind, entsprechend dem Querschnitt des Aragonits durch die Kombination des vertikalen Prismas von 116° mit der Längsfläche. Es ergibt sich somit, daß bei *Pinna* die äußere Prismenschicht aus Kalkspat und die innere Perlmutterlage aus Aragonit besteht.

b) Chemische Zusammensetzung.

Gümbel (l. c.) hatte seinerzeit wohl recht, wenn er in einem offenen Brief an Dames bemerkt, daß alle bis dahin vorgebrachten Gründe für die Kalkspat- oder Aragonitnatur des die Molluskenschalen bildenden Kalkes nicht so ganz überzeugend sind, so daß man sich „des Gefühles einer gewisser Unsicherheit“ nicht entschlagen kann. Namentlich gestützt auf das Verhalten des spezifischen Gewichtes der Schalensubstanz, welches trotz des beträchtlichen Gehaltes an organischer Substanz (Conchiolin) tatsächlich zwischen den Werten für Kalkspat und Aragonit schwankt, hielt es Gümbel nicht für ausgeschlossen, „daß ein weiterer noch dichterer Zustand des Kalkkarbonates (als Aragonit) sich an der Zusammensetzung der Molluskenschalen beteiligt“. Diese Ansicht schien eine Bestätigung in der Behauptung von Miss Agnes Kelly (90—92) zu finden, daß eine besondere Modifikation des $CaCO_3$, die sie als „Conchit“ bezeichnete, die Grundlage der Muschelschalen bilde, in denen sie bisher als Aragonit galt. Es darf dies aber durch die Arbeiten von Vater (172—177), Brauns (21) und Bütschli (30) als endgültig widerlegt gelten. Die ganze Frage ist dann schließlich durch Meigen (110—111) gelöst worden, der ein einfaches Verfahren zur Unterscheidung von Kalkspat und Aragonit auf chemischem Wege entdeckte. „Kocht man fein zerriebenen Aragonit mit einer verdünnten Lösung von Kobaltnitrat, so färbt er sich sogleich lila; bei längerem Kochen wird die Färbung dunkler. Behandelt man Kalkspat in gleicher Weise, so bleibt er bei kürzerer Kochzeit unverändert weiß, bei längerer färbt er sich hellblau. Eine zweite Reaktion beruht auf der Einwirkung des $CaCO_3$ auf eine konzentrierte Lösung von Eisenvitriol oder Mohrschem Salz. Uebergießt man Kalkspat mit einer solchen Lösung, so wird nur das als Oxyd vorhandene Eisen als gelber Niederschlag gefällt. Bei Anwendung von Aragonit erhält man dagegen sehr bald einen tiefdunkelgrünen Niederschlag von Eisenhydrooxyduloxyd“. Mittels dieser Methoden läßt sich nun leicht zeigen, daß in der Tat die Prismenschicht der Lamellibranchierschalen in manchen Fällen (*Trigonia*, *Mytilus*, *Ostrea*, *Pinna*) aus Kalkspat, die Perlmuttersubstanz aber aus Aragonit besteht.

Auf Grund der neuen Untersuchungen Bütschlis (l. c.) läßt sich aber durchaus nicht sagen, daß dies etwa als durchgreifende Regel gilt. So ergab sich, daß die Prismenschicht von *Pinna* (*japonica*), *Mytilus* (*edulis*) und *Avicula* bei einem spezifischen Gewicht von 2,619—2,7 aus Calcit besteht, während die gleiche Schicht bei *Anodonta* (*cellensis*) und *Margaritana* sich als Aragonit erweist (spez. Gew. 2,805 resp. 2,790). Bei den beiden letztgenannten besteht auch die Perlmutterschicht aus Aragonit (spez. Gew. 2,785 resp. 2,748), während die gleiche Lage von *Ostrea lamellosa* wie überhaupt Ostreiden, ferner bei *Pecten* und *Spondylus* als Calcit charakterisiert ist (spez. Gew. 2,609). Bei *Pinna*, *Mytilus* und *Avicula* besteht dagegen zwischen beiden Schichten der volle Gegensatz, die Prismen erweisen sich als Calcit, die Perlmutterschichten als Aragonit.

Bei einer Vergleichung der chemischen Zusammensetzung organischer Calcit-Gebilde, zu welchen auch die Spicula der Calcispongien, Octocorallia sowie die Skelettelemente der Echinodermen und die Schalen der Foraminiferen gehören, macht sich ein relativ hoher Gehalt an $MgCO_3$ bemerkbar (Bütschli). Auch der Calcit der anorganischen Natur enthält ja häufig eine mehr oder weniger beträchtliche Beimischung dieser isomorphen Verbindung, während sie dem natürlichen Aragonit gewöhnlich zu fehlen scheint. Durch einen besonders hoben Gehalt an $MgCO_3$ (5,08—9,38 Proz.) zeichnen sich die Kalkalgen, viele Rhizopoden, Calcispongien, Octocorallia und Echinodermen aus; wesentlich ärmer daran sind die Schalengebilde der Lamellibranchier (und Gasteropoden). Soweit gesicherte Feststellungen vorliegen, finden sich hier folgende Verhältnisse:

$$CaCO_3 = 93{,}9\text{—}96{,}9$$
$$MgCO_3 = 0{,}5\text{—}0{,}9.$$

„Obgleich nun unsere Erfahrungen zurzeit noch recht lückenhaft sind, so tritt doch das wesentlich verschiedene Verhalten der Aragonitgebilde scharf hervor. Genauere Untersuchungen liegen bis jetzt nur bei den Mollusken vor. Die Verhältnisse liegen hier wie folgt:

$$CaCO_3 = 87{,}3\text{—}98{,}5$$
$$MgCO_3 = 0{,}02\text{—}0{,}46.$$

Der sehr niedere Gehalt an $CaCO_3$ bei *Sepia* (87,3) und *Spirula* (90,4) rührt jedoch nur daher, daß diese Schalen relativ viel organische Substanz, Wasser und Phosphate enthalten." (Bütschli.) Im allgemeinen darf man sagen, daß bei den Mollusken ein Gehalt an $MgCO_3$ über 0,5 Proz. sicher auf Calcit hinweist, ein geringerer auf Aragonit.

Das spezifische Gewicht der bei 105° getrockneten sicheren Aragonitgebilde schwankt nach Bütschlis Bestimmungen zwischen 2,748 und 2,875. Da das höchste spezifische Gewicht, welches bei Calcitgebilden unter gleichen Bedingungen gefunden wurde, 2,737 beträgt, so folgt, daß im allgemeinen schon eine spezifische Gewichtsbestimmung ausreicht, um die Aragonitnatur festzustellen; beträgt das spezifische Gewicht 2,75 und darüber, so ist Aragonit fast sicher.

c) Das optische Verhalten.

Mit der Calcit- resp. Aragonitnatur der organischen Kalkgebilde und speziell der Muschelschalen stehen gewisse optische Eigenschaften in engstem Zusammenhang.

Es war schon oben davon die Rede, daß die äußeren Prismenenden bei den Muschelschalen oft abgerundet in das Periostracum vorspringen und aus übereinander geschichteten scheibenartigen Körpern aufgebaut erscheinen (Fig. 157 A). Betrachtet man nun ein beliebiges Schalenstück von *Anodonta*, *Unio* oder *Meleagrina*, welches von der Innenseite her so weit angeschliffen resp. angeätzt wurde, daß nur noch die ältesten, unmittelbar unter der kalkfreien Schicht des Periostracums gelegenen Prismenenden erhalten sind, so bemerkt man innerhalb jedes einzelnen Querschnittes auf das schönste ein schwarzes Kreuz, welches die Fläche des optischen Querschnittes in vier helle Quadranten teilt (Fig. 158). Es war diese Tatsache schon Valentin genau bekannt. In seinem außerordentlich reichhaltigen Werk über die Untersuchung der Pflanzen und Tiergewebe im polarisierten Licht (178) erwähnt er das eigentümliche Bild, welches eine hinreichend dünne Platte der äußersten Schalenschicht von *Anodonta* bei starker Vergrößerung im Polarisationsmikroskop zeigt (l. c. p. 209), doch ist er über die eigentliche Ursache der Erscheinung noch nicht ganz klar geworden. Die Schenkel der Kreuze fallen stets in die Polarisationsebenen der beiden Nicols und bleiben natürlich beim Drehen des Präparates in der Ebene des Objekttisches unverändert in ihrer Lage. Eine Ringzeichnung macht sich nur insofern bemerkbar, als an Prismenenden, die aus mehreren übereinander geschichteten, an Größe von außen nach innen zunehmenden rundlichen Scheibchen bestehen, der überragende Rand jedes folgenden durch eine dunkle Linie markiert erscheint. Es sind diese Ringe also einfach Schichtensäume. Als wichtigste Folgerung ergibt sich, daß die Substanz der Prismen, soweit sie das geschilderte Verhalten darbietet, eine ganz bestimmte innere Struktur besitzt, indem doppeltbrechende Elemente in radialen Reihen zentrisch um die Achse (resp. den Mittelpunkt der Scheibchen) angeordnet sind. Alle Radien einer Querschnittsfläche sind optisch hinsichtlich der Lage ihrer Schwingungsebenen und der Größe der wirksamen Elastizitäten als gleichwertig anzusehen und verhalten sich so, „als ob der nämliche Radius im Kreise herumgeführt würde“. Es ist dies aber die Struktur, wie sie Sphärokristallen mit anisotropen Elementen allgemein zukommt.

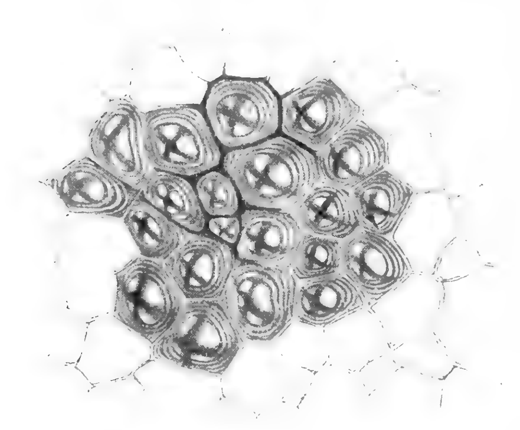


Fig. 158. *Anodonta*. Dünner Flächenschliff durch die Prismenschicht (in der Nähe der äußeren Oberfläche) zwischen gekreuzten Nicols (Sphäritenkreuze und Schichtungsringe). (Nach Biedermann.)

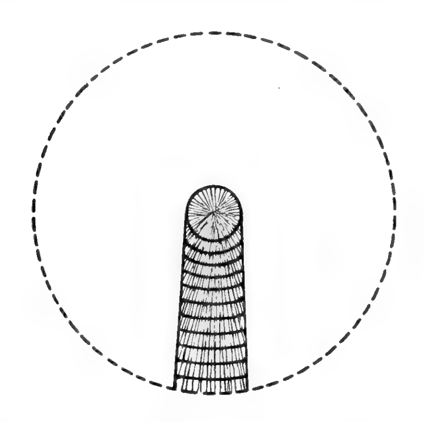
Untersucht man einen nicht zu dünnen Flächenschliff durch die Schale von *Anodonta* oder *Unio*, bei welchem man in der Richtung von innen nach außen durch die äußeren Prismenenden längs der Achse hindurchsehen kann, so erhält man

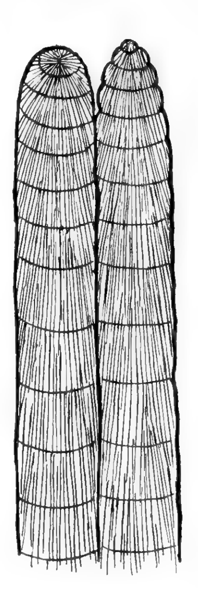
zwischen gekreuzten Nicols ein sehr charakteristisches Bild. Am besten benützt man Schalenstückchen vom Rande, etwas oberhalb der Grenze der Perlmutterschicht, welche nach Entfernung des Periostracums von innen her angeschliffen oder angeätzt werden, bis die Perlmutterschicht eben entfernt oder nur eine ganz dünne Lamelle derselben noch erhalten ist. Nach Einschluß in Balsam gewähren solche Präparate ein ganz verschiedenes Bild, je nachdem man bei Betrachtung von der Innenseite her auf die an die Perlmutterschicht angrenzenden Querschnittsflächen der Prismen einstellt oder durch Senken des Tubus die optischen Querschnitte der abgekehrten äußeren Prismenenden sich zur Anschauung bringt. Ersterenfalls erscheinen im dunklen Gesichtsfeld des Polarisationsmikroskopes die Prismenflächen bei *Anodonta* und *Unio* gleichmäßig hell ohne Kreuzfigur, letzterenfalls tauchen dagegen in der Tiefe der Prismen ganz deutlich die Sphäritenkreuze mit den Schichtungsringen auf. Auf den ersten Blick hat es also den Anschein, als ob die in einer besonderen Struktur begründeten Bedingungen für die Entstehung der Kreuze nur innerhalb eines sehr kleinen und zwar des ältesten Abschnittes der Prismen gegeben seien. Indessen läßt sich leicht zeigen, daß dem nicht so ist, daß vielmehr jeder beliebige Querschnitt eines Prismas das Sphäritenkreuz in gleicher Deutlichkeit zeigt, wie die ursprüngliche Anlage, vorausgesetzt, daß die Dicke des Schiffes eine gewisse Grenze nicht überschreitet. Schleift man ein Schalenstück von *Anodonta* oder *Unio* von beiden Seiten her so an, daß innen nur eine äußerst dünne Lamelle von Perlmuttersubstanz erhalten bleibt, von den Prismen aber nur eine dünne Platte des Fußteils unmittelbar über der Perlmutterschicht, so treten in derselben die Kreuze auf das allerschönste hervor. Dasselbe ist aber auch dann der Fall, wenn durch den Schliff eine dünne Lamelle aus der Mitte oder in einem beliebigen anderen Niveau der Prismenschicht isoliert wurde.

Ich hatte seinerzeit aus diesem Verhalten den Schluß gezogen, daß jedes einzelne Prisma bei unseren Süßwasser-Najaden (*Anodonta*, *Unio*) in seiner ganzen Ausdehnung sphäritische Struktur besitzt und daß es gewissermaßen aufgefaßt werden kann als eine Säule aus übereinander geschichteten scheibenförmigen Sphäriten. In dieser Auffassung bestärkte mich auch der Umstand, daß es mir mehrfach gelungen war, ein radiärstrahliges, feinfaseriges Gefüge der Prismensubstanz auch an Quer- und Schrägschnitten in der Nähe der Perlmuttersubstanz im gewöhnlichen Lichte zu sehen.

Ohne nun den sphäritischen Bau zu leugnen, hat Bütschli (30), neuerdings doch eine wesentlich verschiedene Ansicht über den Aufbau der Prismen geäußert. Während er für die äußeren Enden eine Zusammensetzung aus scheibenförmigen Sphäriten zugibt, faßt er den weitaus größten Teil des Prismenkörpers als einen langgestreckten kegel- oder pyramidenförmigen Ausschnitt aus einem großen kugeligen Sphärokristall auf, dessen abgestumpfte Spitze dem Mittelpunkt, dessen Basis der Fläche der Kugel zugewendet ist (Fig. 159). „Ein jedes solches Prisma erscheint in seiner Totalität wie ein langes prismatisches Stück, das aus einem großen Sphärokristall längs eines Radius herausgeschnitten wurde in der Weise wie es die beistehende Figur versinnlicht.“ Hiermit würde die oft bogige Krümmung der Querlinien (Schichtlinien) sowie auch die Tatsache in Uebereinstimmung stehen, daß die Längsfaserung oder Strahlung der Prismen der Prismenachse nicht genau parallel läuft, sondern schwach von dem äußeren Ende der Prismen gegen das Innere divergiert. Bütschli

macht mit Recht darauf aufmerksam, daß, wie wir später sehen werden, die ersten Anlagen der Prismen dicht nebeneinander stehen, dann aber bald seitlich aufeinander stoßen und sich so gegenseitig in der weiteren Ausbildung hemmen; nur an ihren inneren Enden vermögen sie einseitig weiterzuwachsen. Von besonderer Wichtigkeit ist auch hier wieder das optische Verhalten. Nur die zuerst gebildeten äußeren Prismenenden zeigen nach Bütschli das gewöhnliche Kreuz echter Sphärokristalle oder Sphärenscheiben. Denn nur diese ersten Anfänge konnten sich ungehindert zu solchen Scheibchen entwickeln, indem sie seitlich noch nicht zusammenstießen. Später, wenn sie bei stärkerer Kalkabscheidung seitlich in Berührung kommen, weicht der Verlauf der radiären Kalkfasern mehr und mehr von der Horizontalen ab, und sie nehmen allmählich divergierende Verlaufsrichtung an, wie die Radien in der unteren Hälfte eines horizontal durchschnittenen kugeligen Sphäriten, wobei der Divergenzwinkel mit der Annäherung an die senkrechte Achse zunehmend kleiner wird. Unter diesen Umständen sind aber die Kreuze, welche man, wie auch Römer findet, an jedem





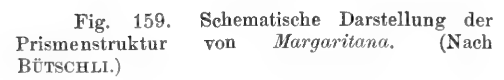


Fig. 159. Schematische Darstellung der Prismenstruktur von *Margaritana*. (Nach Bütschli.)

Prismenquerschnitt in beliebigem Niveau zwischen gekreuzten Nicols hervortreten sieht, wenn der Schliff genügend dünn ist, nicht mehr die gewöhnlichen Kreuze echter Sphärokristalle (resp. Sphäroscheiben), sondern sogenannte Bertrandsche Kreuze. Dies wurde an den von Römer hergestellten Flächenschliffen durch die Prismenschicht von *Margaritana* von Prof. Cohen und Prof. Deecke in Greifswald konstatiert. Diese Bertrandschen Kreuze entstehen, wenn man einen tangentialen Querschnitt durch einen Sphärokristall einachsiger Natur, der nicht durch das Zentrum geht, zwischen gekreuzten Nicols betrachtet. Die Erscheinung tritt nur dann deutlich hervor, wenn man den Tubus annähernd auf das Zentrum des Sphäriten einstellt, also

im gegebenen Falle, wenn der Schliff mit seiner Außenfläche nach oben gerichtet liegt, bedeutend höher, oder wenn der Schliff umgekehrt liegt, tiefer als die Ebene des Schliffes. Ferner sind die BERTRANDschen Kreuze im Gegensatz zu denen zentraler Durchschnitte von Sphäriten durch das Vorhandensein dunkler Interferenzringe gekennzeichnet (vgl. ROSENBUSCH, Mikrosk. Physiographie der Mineralien und Gesteine, 3. Aufl., 1892, Bd. 1, p. 72ff.).

Eine Nachprüfung dieser Befunde an Najaden-Schalen hat mir die gleichen Resultate ergeben. Auch hier sind, abgesehen von den ältesten Anteilen der Prismen dicht unter dem Periostracum, die an Flächenschliffen auftretende Kreuze BERTRANDsche Kreuze.

Eine anscheinend prinzipiell von der sphäritischen abweichende Struktur zeigen nun die aus Calcit bestehenden Prismen bei gewissen anderen Muscheln (*Pinna*, *Mytilus*, *Perna ephippium*, *Crenatula* [spec.?], *Avicula*.) In allen diesen Fällen bieten die Prismen die Eigenschaften echter einheitlicher Kalkspatkristalle dar.

Bezüglich der Prismen von *Pinna* wurde schon früher der hauptsächlich auf Grund von Aetzversuchen gewonnenen Anschauung von G. ROSE und LEYDOLT gedacht, wonach jedes der großen säuligen Prismen als ein Kristallindividuum zu betrachten sei mit konstant gelagerter Hauptachse und variablen Nebenachsen. EHRENBAUM fügte dann später die wichtige Tatsache hinzu, „daß Querschliffe dieser Säulen im konvergenten polarisierten Licht in der Tat das charakteristische einfache dunkle Kreuz der optisch einachsigen Mineralien mit unverkennbarer Deutlichkeit zeigen“ (l. c. p. 13), und er hält sich zu dem Analogieschluß berechtigt, gleiche optische Eigenschaften auch bei den kleinen Prismen (Nadeln) von *Mytilus* anzunehmen, obschon die Kleinheit der Elemente eine genaue Untersuchung kaum möglich erscheinen läßt, da jedes das Bild des anderen stört. Dagegen gelang es EHRENBAUM, hier durch Maceration ganze Bündel oder auch einzelne Kalknadeln zu isolieren und festzustellen, „daß sie sich im polarisierten Lichte vollkommen wie hexagonale Kristallindividuen verhalten“. Beim Drehen des polarisierenden Nicols fallen die Auslöchungsrichtungen immer genau mit der Längsachse der Nadeln zusammen.

Es ist nicht schwer, sich von der Richtigkeit der Angaben EHRENBAUMS hinsichtlich des Achsenbildes in den Prismen von *Pinna* im konvergenten polarisierten Lichte zu überzeugen, und besonders bei Benützung eines „Achsenbild-Okulares“, wie es die Firma Zeiss liefert, macht die Beobachtung nicht die geringsten Schwierigkeiten. Untersucht man einen Flächenschliff durch die Prismenschicht einer der zuletzt genannten Muscheln in gewöhnlicher Weise zwischen gekreuzten Nicols, so erhält man ein Bild, welches, auch abgesehen von dem Fehlen der Sphäritenkreuze, ganz wesentlich von dem abweicht, welches ein entsprechender Schliff durch die Prismenschicht der Najaden darbietet. Was vor allem auffällt, ist die sehr verschiedene Helligkeit der einzelnen polygonalen Prismenquerschnitte, die zwischen tiefem Schwarz und voller Lichtstärke wechselt. Dreht man das Präparat um seine Achse in der Ebene des Objekttisches, so überzeugt man sich sofort, daß die große Mehrzahl der ganz dunklen Felder sich aufhellt

und bei einer ganzen Umdrehung in vier Stellungen im Maximum hell, bei anderen vier Stellungen aber schwarz erscheint. Es ist dies ausnahmslos dann der Fall, wenn ein Querschnitt zwischen gekreuzten Nicols überhaupt nicht ganz schwarz erscheint, sondern nur grau in verschiedenen Tönen. Von den unter diesen Umständen ganz schwarzen Feldern gibt es immer einige, wiewohl meist nur in geringer Zahl, welche in jeder Lage dunkel bleiben.

Wenn man mit G. ROSE und LEYDOLT jedes der *Pinna*-Prismen für ein Kristallindividuum mit konstant gelagerter Hauptachse ansehen will und wenn man sich andererseits der Tatsache erinnert, daß bei säulig entwickelten Kalkspatprismen die optische Achse mit der kristallographischen zusammenfällt, so würde man zunächst wohl ein anderes optisches Verhalten der senkrecht zur geometrischen Achse durchschnittenen Prismen erwarten müssen, als es sich bei Anwendung des polarisierten Lichtes wirklich findet. Bei wenigstens annähernd paralleler Durchstrahlung in der Richtung der Achse hätten die Querschnittsflächen zwischen gekreuzten Nicols bei jeder Lage des Präparates gleichmäßig dunkel bleiben müssen. Dies ist aber tatsächlich nur ganz ausnahmsweise der Fall, während die weitaus größte Mehrzahl der Felder sich wie anisotrope Kristallplatten verhalten, deren optische Achse irgendeinen Winkel mit den einfallenden Lichtstrahlen bildet, d. h. bei Drehung des Objekttisches in vier Stellungen hell und in vier anderen dunkel erscheinen. Man sieht sich daher zu dem Schluß gedrängt, daß bei *Pinna* und den anderen genannten Seemuscheln die innerhalb der Prismenschicht parallel nebeneinander liegenden Säulen zwar in bezug auf ihre geometrischen Hauptachsen gleichgerichtet sind, nicht aber in bezug auf ihre optischen Achsen, welche letztere vielmehr mit jenen Winkel von wechselnder Größe bilden. Nur selten fällt wie in einem wirklichen Kalkspatprisma die kristallographische Hauptachse mit der optischen Achse zusammen. Immer jedoch sind die beiden Schwingungsrichtungen wie in einem echten Kristall durch das ganze Prisma gleichgerichtet.

Es stand mir auch ein Präparat (von CARPENTER) zur Verfügung, welches prachtvolle, nach einer mir unbekannten Methode völlig isolierte Prismen von *Pinna* enthielt. Zwischen gekreuzten Nicols zeigte sich nun, daß nur ein Teil der Prismen das Maximum der Dunkelheit erreichte, wenn die geometrische Längsachse mit der Polarisationsebene des einen oder anderen Nicol zusammenfiel, viele andere blieben unter diesen Umständen mehr oder weniger hell, indem ihre optische Achse mit der Längsachse der Prismen einen mehr oder weniger großen Winkel bildet.

Um nun den Charakter der Doppelbrechung zu bestimmen, benützt man mit Vorteil die Untersuchung im konvergenten Licht, um die Art des Achsenbildes festzustellen. Ich bediente mich eines Achsenbildokulars von Zeiss in Verbindung mit dem Objektivsystem D. Bringt man eine optisch einachsige planparallele Kristallplatte so auf den Objekttisch, daß ihre optische Achse senkrecht zur Ebene des Tisches steht, so besteht bekanntlich das Achsenbild im konvergenten Licht aus einem System von farbigen Ringen, die von einem dunklen Kreuz durchsetzt werden; bei Drehung der Kristallplatte ändert sich nichts an diesem charakteristischen Bilde. Ganz übereinstimmend verhalten sich nun auch dünne Querschnitte der Prismen von *Pinna*. Zwischen gekreuzten Nicols erkennt man an jeder beliebigen Stelle

eines senkrecht zur Achse der Prismen gerichteten Flächenschliffes wenigstens Andeutungen der schwarzen Achsenkreuze und besonders auch der isochromatischen Ringsysteme. Da jedoch, wie schon erwähnt, die optische Achse der Prismen nur selten mit der kristallographischen Hauptachse zusammenfällt, auch die optischen Wirkungen benachbarter Elemente sich gegenseitig stören, so muß man selbst an einem sonst tadellosen Präparat immerhin etwas suchen, bis man Stellen findet, an welchen das Kreuz mit den Ringen in voller Deutlichkeit zu erkennen ist. Beim Drehen des Objekttisches bleibt das Bild ganz unverändert, es handelt sich daher um eine optisch einachsige Substanz (Kalkspat), deren negativer Charakter außerdem leicht festzustellen ist. Entsprechend dem Umstande, daß die optische Achse der einzelnen Prismen in der Regel mehr oder weniger von der Vertikallage abweicht, fällt auch nur ausnahmsweise die Mitte des Achsenkreuzes mit dem Zentrum des Gesichtsfeldes zusammen und liegt vielfach ganz nahe am Rande desselben. Man sieht dann das Achsenbild am deutlichsten, wenn man exzentrisch in passender Richtung durch das Okular blickt.

Man wird zugeben müssen, daß es von vornherein nicht eben sehr wahrscheinlich ist, daß zwischen den Elementen der sonst so einheitlichen Prismenschicht der Lamellibranchierschalen bei verschiedenen Gattungen so tiefgreifende strukturelle Unterschiede bestehen, wie es nach den mitgeteilten Erfahrungen den Anschein hat. So war denn auch Bütschli (30) bestrebt, eine einheitliche Auffassung zu begründen. Er wies darauf hin, daß die unmittelbar sichtbare Strukturbesonderheit der *Pinna*-Prismen darin bestehe, daß die Längsstreifung nicht wie bei *Anodonta* und *Margaritana* gegen die Prismenachse konvergiert, sondern derselben parallel verläuft, und daß die Querstreifen nicht bogig gekrümmt sind, sondern die Längsstreifen geradlinig unter 90° schneiden. Unter diesen Umständen könnten aber die Prismen zwischen gekreuzten Nicols kein Kreuz zeigen und würden sich wie einfache, einachsige Kristalprismen verhalten müssen. „Sie sind gewissermaßen übergegangen in Sphärokristalle mit unendlich großem Radius.“ Die Differenz zwischen den Prismen verschiedener Muscheln wäre demnach gar keine prinzipielle, sondern würde darauf beruhen, daß die unter allen Umständen sphäritisch gebauten Kalkgebilde große Längenunterschiede zeigen. „Je länger ein solches Prisma auswächst, desto geringer muß auch die Divergenz der Längsfaserung und die Krümmung der Querstreifung werden. Wird aber die Divergenz sehr gering, letztere also der Achse nahezu parallel, so kann ein Bertrandsches Kreuz nicht mehr auftreten, und das Prisma muß sich verhalten wie ein gewöhnlicher Kristall.“ (Römer, 145.)

Diese Auffassung hat v. Ebner (50a) deswegen für unzulässig erklärt, „weil man bei Aetzung mit Ameisensäure an Querschliffen von *Pinna*-Prismen Aetzfiguren erhält, welche an der ganzen Querschnittsfläche je eines Prismas durchaus parallele Kanten zeigen (vgl. Fig. 157), was nur an einem einheitlichen Kristallindividuum möglich ist“. Es ließe sich gegen Bütschlis Auffassung vielleicht auch noch der Umstand geltend machen, daß zwischen den beiderlei Prismenarten auch in dem Sinne ein durchgreifender Unterschied besteht, daß diejenigen, welche sich, wie die Nadeln der Kalkschwämme und der Skelettelemente der Echinodermen als einheitliche Kristallindividuen charakterisiert zeigen aus Calcit, die typisch sphäritisch gebauten dagegen aus Aragonit bestehen.

Einer merkwürdigen Unsicherheit begegnet man in der Literatur bezüglich der optischen Eigenschaften der Perlmuttersubstanz, obschon dieselben verhältnismäßig oft untersucht wurden.

Schon im Jahre 1814 hat Brewster (20) die Perlmutter optisch untersucht und der Substanz unter anderem auch die Fähigkeit zugeschrieben, das Licht in einer ganz besonderen Weise zu polarisieren („a new species of polarisation"), wodurch sie gewissermaßen einen Uebergang bilde zwischen kristallisierten und nicht kristallisierten, polarisierenden Körpern. Das Besondere erblickt Brewster in dem Umstand, daß Lichtstrahlen, welche von einer Perlmutterplatte unter einem Winkel von 60° reflektiert werden, in derselben Weise polarisiert sind, wie das von einer gewöhnlichen Glasplatte reflektierte Licht; dagegen sei das durchgelassene Licht nicht wie in diesem Falle senkrecht zum zurückgeworfenen polarisiert, sondern im gleichen Sinne wie dieses („the polarisation having no reference to any fixed line in the plate") und vollständig (wholly). Später (1856) hat dann Leydolt (103) einige Bemerkungen über das Verhalten dünn geschliffener Plättchen von mehreren Muschelschalen im polarisierten Lichte gemacht und dabei die optische Zweiachsigkeit der Schalensubstanz von *Meleagrina margaritifera* konstatiert. Es wird aus dem Wortlaut nicht klar, ob er bloß die Perlmutterschicht oder auch die Prismenlage meint, indem er sich auf die kurze Bemerkung beschränkt, daß „bei Plättchen der Perlmuttermuschel und anderer, welche ein ähnliches Farbenspiel zeigten, deutlich zwei Ringsysteme mit einem dunklen Streifen, wie bei optisch zweiachsigen Kristallen" im Amicischen Polarisationsmikroskop erscheinen. Später folgt dann noch die zusammenfassende Angabe, daß „die Schale der meisten Muscheln, welche keinen Perlmutterglanz haben, bloß aus rhomboëdrischem, bei *Meleagrina* **größtenteils** aus prismatischem, bei *Pinna* der äußere größere Anteil aus rhomboëdrischem, der innere kleinere perlmutterglänzende aus prismatischem Kalk besteht".

Daß der Perlmuttersubstanz doppelbrechende Eigenschaften zukommen, hat auch v. Kölliker bei verschiedenen Muscheln und Gasteropoden-Schalen konstatiert, indem er an Flächenschliffen beobachtete, daß Pilzfäden, die nicht selten die Schalensubstanz durchwuchern, bei einer gewissen Einstellung doppelt erscheinen.

Offenbar ohne Kenntnis der Arbeit von Leydolt läßt Kölliker die Frage nach der ein- oder zweiachsigen Natur der Perlmuttersubstanz unentschieden.

Ziemlich gleichzeitig (1861) hebt auch Valentin (l. c. p. 180) hervor, daß eine dünne an der Oberfläche schillernde Perlmutterplatte in der nahe vor das Auge gehaltenen Turmalinzange „die Ringe des einen Poles mit der sie durchsetzenden Hyperbel" gibt „wie eine Aragonit- oder Glimmerplatte". An einer späteren Stelle (l. c. p. 188) macht Valentin noch die Bemerkung, daß es ihm auch bei Anwendung eines von Dove und Plücker angegebenen Verfahrens zur Prüfung auf Ein- oder Zweiachsigkeit gelungen sei, „in einem Schalenschliff von *Unio margaritifer* nachzuweisen, daß er nicht aus Kalkspat, sondern aus Aragonit bestand". Nach Valentin gäbe es aber auch irisierende Perlmutterpräparate, „welche die Polarisationsfiguren einachsiger Kristalle vollständig oder annähernd darbieten und in dem letzteren Falle Kreuz und Ringe zeigen, welche in wenig abstehende Hyperbeln und Ovale bei ± 45° übergehen". (*Pinna nobilis*, *Turbo marmoratus*, *Trochus niloticus*, *Haliotis striata*.) Andere Präparate (*Meleagrina margaritifera*, *Nautilus flammatus* und käufliche Perlmutter) lieferten entschieden zweiachsige Bilder. (Valentin, l. c. p. 210, Fig. 70.)

„Von der Oberfläche losgesprengte Splitter einer Doppelperle von *Meleagrina* lieferten nach Valentin unter ± 45° sehr kleine regelmäßige, ovale Ringe mit Hyperbeln, die jedoch schon innerhalb des ersten Ringes aufhörten. Das bei

0^0 und 90^0 sehr scharf auftretende Kreuz hatte einen mindestens 3—4mal so breiten Arm senkrecht auf der Verbindungslinie der Pole, als dieser entsprechend."

Brewster, der als der eigentliche Entdecker der zweiachsigen Doppelbrechung der Perlmuttersubstanz zu bezeichnen ist, hat auch bereits Bestimmungen des Achsenwinkels gemacht und denselben 11^0 28′ gefunden. Bei einer ungefähren Messung fand Valentin in einer Perlmutterplatte den äußeren Achsenwinkel zu 27—28^0. Der Aragonit besitzt nach Des Cloizeaux 30^0 50′ als äußeren und 17^0 50′ als theoretischen und 18^0 12′ als beobachteten inneren Achsenwinkel (für Gelb). Dippel (42) gibt in einer neueren Arbeit den Achsenwinkel des Arragonits zu 18^0 18′, den der Permutter dagegen zu etwa 12^0 an. Die Abweichung zwischen beiden ist, wie man sieht, nicht unwesentlich und wird von Valentin so gedeutet, daß möglicherweise „die optischen Achsen der übereinander liegenden Blätter der Perlmutter sich unter verschiedenen Winkeln schneiden und man daher hier die gleiche Abnahme des Achsenwinkels hat, wie bei einem System von Glimmerblättchen, deren Achsen schief gegeneinander gestellt werden." Jedenfalls wechselt der scheinbare Achsenwinkel in Perlmutterplatten, die von verschiedenen Mollusken stammen.

Die besten Polarisationsbilder liefern nach Valentin Perlmutterpräparate, „wenn ihre Oberfläche bei dünnen Blättern stark irisiert und bei dickeren Platten in weißen und bläulichen Farben glänzt. Die Präparate mit matten Oberflächen dagegen, die in einer andern Richtung als der der Irisation geschnitten sind, liefern gar keine Polarisationsfiguren oder geben sie höchstens in der Nachbarschaft abgesplitterter Kanten".

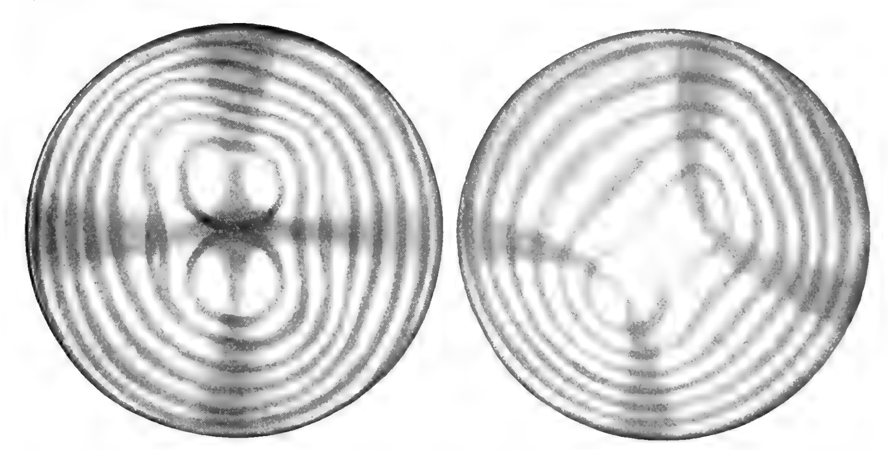


Fig. 160. Unter 0^0 und $+45^0$ orientierte Achsenbilder eines Permutterplättchens. Objektiv E Zeiss, Kondensor 1,40. (Nach Dippel.)

Im direkten Gegensatz zu der hier vertretenen und durch die besonderen optischen Eigenschaften wohl hinreichend gerechtfertigten Ansicht betrachtet Moynier de Villepoix den Kalk der Perlmuttersubstanz als amorph. [„La prédominance de la conchyoline n'exclue pas la présence du carbonate de chaux en abondance dans cette conche (Perlmutterschicht von *Anodonta*), mais ce dernier n'y présente plus de forme cristalline apparente; il y est déposé à l'état amorphe entre les feuillets de la conchyoline et probablement même imprègne cette dernière" (Moynier, l. c. p. 480).] Römer (l. c.) will „die so dünnen Perlmutterblättchen als ganz dünne Sphärenscheibchen auffassen" und gibt an, daß er, allerdings nur in einem einzigen Falle, zwischen gekreuzten Nicols auch Kreuze gesehen habe.

Mit Hilfe des schon erwähnten Achsenbildokulars habe ich an jedem genügend dünnen Flächenschliff der Perlmutter unserer Najaden das so überaus charakteristische Achsenbild zweiachsiger Körper gesehen. Ich brauche mich auf eine nähere Beschreibung desselben nicht einzulassen und erwähne nur noch, daß neuerdings auch Dippel wieder das Achsenbild der Perlmuttersubstanz beobachtet hat (Fig. 160). „Ein auf der einen Fläche eben geschliffenes, sehr dünnes Perlmutterblättchen (Achsenwinkel etwa 12°) gibt, einmal unter 0°, dann unter 45° orientiert, Bilder, welche etwa denen einer sehr dünnen Salpeterplatte zu vergleichen sind, während die lemniskatischen Kurven infolge der nicht ganz ebenen anderen Fläche etwas verzerrt erscheinen".

4. Die Entstehung der Schale.

Sobald man nur erst den eigentlichen Bau (die Struktur) der Muschelschalen erkannt hatte, mußte sich die Frage sofort in den Vordergrund drängen, wie solche wunderbaren, mit den unterliegenden Weichteilen nur stellenweise zusammenhängenden Gebilde überhaupt entstehen und als was man sie eigentlich aufzufassen hat. Für das Verständnis der Schalenbildung sind natürlich die Beziehungen der Schale zum Weichkörper, vor allem zu den Mantellappen und zu den Muskeln von entscheidender Bedeutung. Die beiden Mantellappen, als deren Sekretionsprodukt im wesentlichen die Schale aufzufassen ist, nehmen ihren Ausganpspunkt vom Rücken der Muschel und wachsen von da abwärts nach vorn und hinten, so daß sie das Tier völlig umhüllen (Fig. 161).

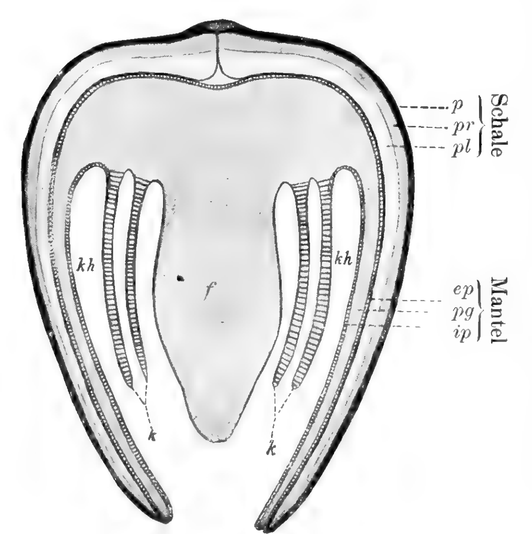


Fig. 161. Schematischer Querschnitt durch eine Muschel. *f* Fuß, *k* Kiemen, *kh* Kiemenhöhle, *p* Epidermisschicht, *pr* Prismenschicht, *pl* Perlmutterschicht (der Schale), *bg* Bindegewebe, *ep* äußeres, *ip* inneres Epithel des Mantels. Nach Meisenheimer.)

a) Anatomisches.

Wie ein Durchschnitt lehrt, besteht jeder Mantellappen aus dem äußeren (die Schale absondernden) Epithel, einer mittleren, mehr oder weniger umfangreichen Bindegewebslage und einer wimpernden inneren Epithelschicht (Fig. 162c). Das Außenepithel ist aus Zellen zusammengesetzt, deren Querschnitt vielfach nicht kreisrund oder polygonal, sondern sehr unregelmäßig gestaltet ist (Fig. 162 a, b). Stellenweise erscheint es so abgeflacht, daß es einem Plattenepithel ähnlich wird. Wie Rubbel fand, liegen (bei *Margaritana*) in den Zellen des Außenepithels zahlreiche kleine, gelbe stark lichtbrechende Granulationen, namentlich in der Nähe des äußeren Randes. Neben diesen kommen aber auch noch größere Körner und Plättchen von ähnlicher Beschaffenheit vor. Die Reihenfolge der Außenepithelzellen wird nament-

lich nach dem Schlosse hin hier und da von Becherzellen unterbrochen, wie schon TULLBERG (bei *Mytilus*) fand (Fig. 162 d). Es ist wichtig, zu bemerken, daß ganz ähnliche Elemente, die von einigen Autoren (TULLBERG, STEMPELL) als kalkabsondernde Zellen gedeutet wurden, auch im Innenepithel vorhanden sind. Hier sind sie nach RUBBEL mit kleinen gelben Körnchen ausgefüllt. Größere und kleinere Partikel derselben gelben Substanz kommen endlich auch im Bindegewebe allenthalben vor; sie liegen hier einzeln oder in Gruppen vereinigt regellos verstreut. Trotz dieser auffälligen Verbindung hält es RUBBEL für wahrscheinlich, „daß die größeren Partikel dieser Substanz im Außenepithel aufgelöst und zum Aufbau der Schale, bzw. der Periostracumschichten, verwendet werden".

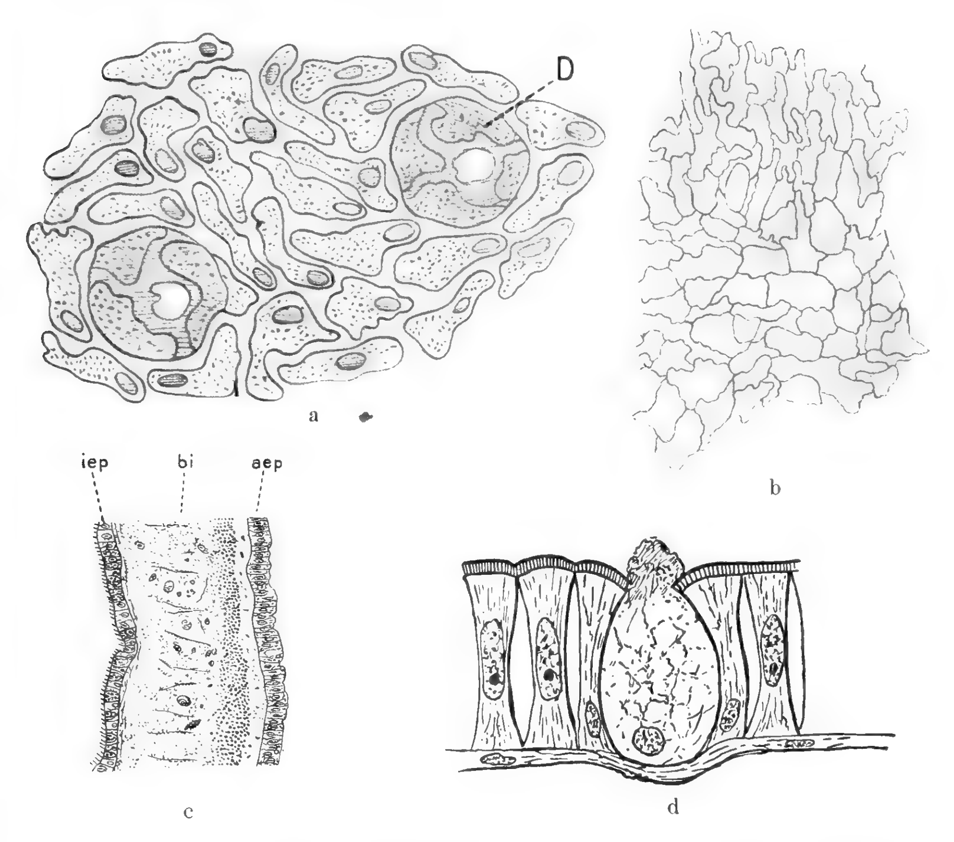


Fig. 162. a *Margaritana*. Flächenbild des äußeren Mantelepithels; *D* Drüsenkörper mit Porus. b Epithel (Flächenansicht) unter der Perlmutterschicht von *Mytilus*. Zellgrenzen mit Silber gefärbt. c Querschnitt durch den Mantel einer Muschel (schematisiert); *aep* Außenepithel, *iep* Innenepithel, *bi* Bindegewebe. d Querschnitt durch das äußere Mantelepithel von *Margaritana*. In der Mitte eine Drüsen(Schleim-)zelle. (a und d nach RÖMER, b nach TULLBERG und c nach RUBBEL.)

Die ältesten Teile der Schale finden sich natürlich in der Nachbarschaft des Rückens (Schalennabel, Umbo). Um den Nabel ordnen sich konzentrisch die Anwachsstreifen, die Linien, welche zeigen, wie allmählich beim Wachstum der Mantellappen auch die Schale eine Vergrößerung erfahren hat. Am Rücken sind die beiden Schalen einander am meisten genähert und in den meisten Fällen durch das „Schloß" verbunden. Dieses entsteht, indem Vorragungen der einen Schale, die Schloßzähne,

scharnierartig in Vertiefungen der anderen eingreifen. Während das Schließen der beiden Schalen bei den Lamellibranchiern durch besondere Muskeln bewirkt wird, die in Ein- oder Zweizahl quer durch den Muschelkörper von Schale zu Schale ziehen, wird das Oeffnen der Schale passiv durch ein elastisches Band (Ligamentum) besorgt, welches dorsal und nach außen von dem Unterstützungspunkt des Schlosses angeheftet ist und daher die dorsalen Schalenränder einander nähern, die ventralen in gleichem Maße voneinander entfernen muß, wenn seine Elastizität zur Geltung gelangt. Da die Schließmuskeln an der Innenfläche der Schale besonders festhaften, verursachen sie hier Eindrücke, welche erhalten bleiben, auch wenn das Tier verwest ist, und selbst bei fossilen Muscheln noch einen sicheren Rückschluß auf Zahl und Beschaffenheit der Schließmuskeln gestatten.

Dies sind jedoch nicht die einzigen Stellen, wo bei den Najaden die Schale mit dem Weichkörper verbunden ist; betrachtet man die Schale von innen, so läßt sich leicht ein Randbezirk unterscheiden, welcher ein anderes Aussehen hat, als der Rest der Schale, und gegen diesen durch eine dem Schalenrand parallel verlaufende Linie, die Mantellinie, abgegrenzt ist. Auch sie entspricht Muskelinsertionen, und zwar Muskelbündeln des Mantels selbst, dessen Bindegewebe stark von Muskelelementen durchsetzt ist, besonders am Rande, wo Längs- und Quermuskeln ihn durchziehen. Dieselben bilden starke Bündel, die sich dicht nebeneinander an dem unteren Teil der Schale parallel dem Schalenrande ansetzen und hier die Mantellinie bedingen, längs deren ein dichter Verschluß des Mantelschalenraumes gegen die Außenwelt besteht. Auch am Ligament findet ein zarter Zusammenhang von Weichteilen mit der Schale statt.

Für die Frage der Schalen- und speziell der Prismenbildung ist jener Zusammenhang der wichtigste, welcher zwischen dem Schalenrand und den Mantellappen besteht. Betrachtet man nach Entfernung aller Weichteile eine Anodonten-Schale von innen, so erkennt man leicht, daß am Rande die noch nicht von Perlmutter überwallte Prismenschicht, sich beständig verdünnend, in einen nur aus organischer Substanz bestehendem blättrigen Saum ausläuft, welcher die sozusagen überragende Fortsetzung des äußeren organischen Ueberzuges der ganzen Schale darstellt. Man pflegt diesen gewöhnlich als Cuticula oder Periostracum zu bezeichnen. Es handelt sich dabei aber, wie gleich hier bemerkt sei, um nichts anderes, als um die äußerste kalkfreie Schicht der organischen Grundsubstanz der Schale überhaupt und speziell der Prismenschicht derselben.

Untersucht man ganz vorsichtig vor Entferung der Mantellappen, so erkennt man leicht, daß das Periostracum sich über den Schalenrand nach innen umschlägt und als ganz feine Membran mit dem Mantelrande verschmilzt (Fig. 163). Tullberg hat die betreffenden Verhältnisse bei *Mytilus*, Moynier de Villepoix bei *Anodonta* genauer untersucht, und ich werde mich im folgenden an ihre Darstellung halten. Auch bei *Mytilus* erscheint das Periostracum über die Schalenränder eingebogen und in einer Falte des Mantelrandes befestigt. Es kommt auf diese Weise ein zweiter hermetischer Abschluß des Mantelschalenraumes nach außen zustande. Dieser innere umgeschlagene Teil (das „innere Periostracum") nimmt nach außen, d. h. dem Schalenrande hin, an Dicke beständig zu, und der innerste Teil ist so dünn und zart, daß es Tullberg nicht gelungen ist, an Querschnitten des Mantelrandes auch bei der stärksten Vergrößerung mit Bestimmtheit seine Grenze zu sehen, die jedoch ohne Zweifel im innersten Teile der Falte liegt, in welche das Periostracum eingesenkt ist (Fig. 163).

Diese Falte nun, die sich längs des ganzen Mantelsaumes hinzieht, stellt eine spaltförmige Tasche dar, deren Wände allseitig von Epithelzellen ausgekleidet werden. Speziell der inneren Fläche der Tasche liegt das Periostracum, sich nach dem Grunde des Spaltes mehr und mehr verjüngend, fest auf

und wird offenbar von den umgebenden Zellen ausgeschieden. Die mit dem Periostracum fest verbundenen Zellen der Innenwand sind ziemlich klein, zylindrisch, mit nicht gerade deutlichen Kernen versehen. Als besonders bemerkenswert bezeichnet TULLBERG eine eigentümliche Streifung der Zellsubstanz. Vom Grunde der Tasche nach der Mündung hin nehmen diese Zellen an Höhe und Breite allmählich ab, während das Periostracum in gleicher Richtung dicker wird.

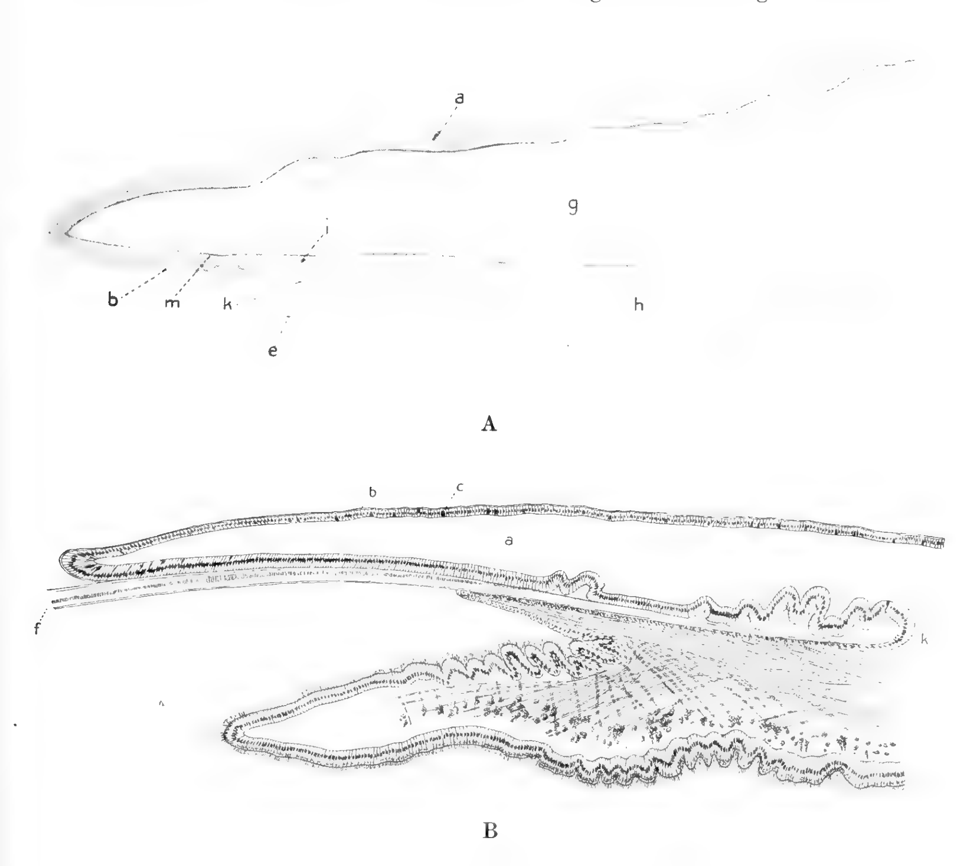


Fig. 163. A Schematischer Querschnitt durch den Schalen- und Mantelrand von *Mytilus*. *a* äußeres Periostracum, *b* inneres Periostracum, *g* Kalkschale, *h* Mantel, *i* äußeres Blatt des Mantelsaumes, *k* die äußere, *e* die innere Lamelle des inneren Blattes des Mantelsaumes, *m* Zwischenraum zwischen Schale und innerem Periostraçum. B Querschnitt durch den Mantelsaum und ein Stück des inneren Periostracums. *a* äußeres Blatt des Mantelsaumes (*i* in Fig. A), *b* sein äußeres Epithel, *c* Schleimzellen, *f* Periostracum (*b* in Fig. A), *k* der innerste aus langen Zellen bestehende Teil des das Periostracum absondernden Epithels. (Nach TULLBERG.)

EHRENBAUM (53) beschreibt die Zellen, denen der jüngste Teil des inneren Periostracums bei *Mytilus* aufliegt, als deutlich begrenzte Gebilde (Fig. 164 A) von wechselnder Höhe mit gleichmäßig körneligem Inhalt, während sie bei TULLBERG ohne scharfe Abgrenzung gegeneinander, auch vielfach ohne Kern mit ganz streifigem (faserigem) Inhalt erscheinen. TULLBERG läßt den äußeren Teil dieser Zellen selbst sich in Periostracum umwandeln.

Dessenungeachtet nimmt er auch noch eine „Absonderung" seitens der hohen Epithelzellen der äußeren Wand der Manteltasche an. EHRENBAUM (l. c.) dagegen

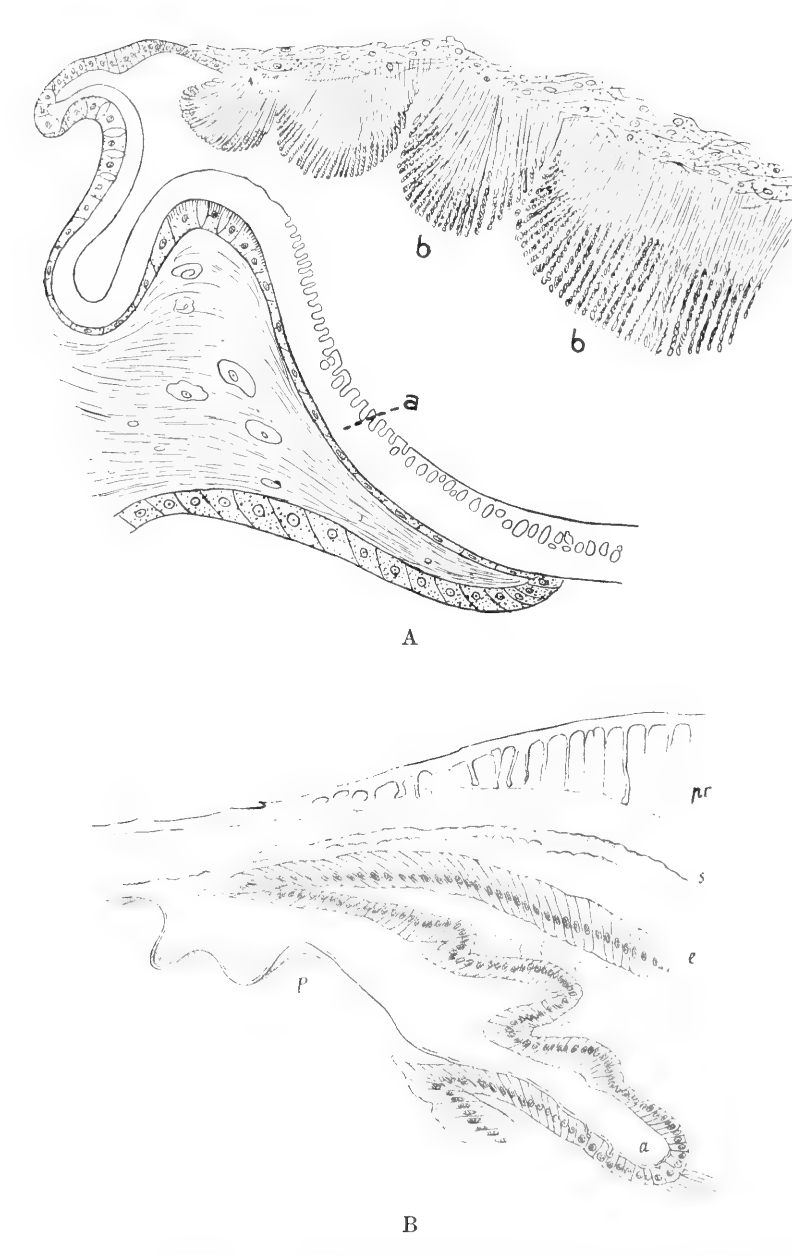


Fig. 164. A *Mytilus.* Querschnitt durch die Mantelrandfalte mit dem jüngsten Teil des Periostracums (*a*) und den an seiner Bildung beteiligten Zellen; *b* die langen Zellen des äußeren Mantelblattes. (Nach Ehrenbaum.)

B Querschnitt durch den Mittelrand, Periostracum und Prismenschicht am Schalenrand einer jungen *Anodonta.* Ursprung des Periostracums (*P*) in der unteren Mantelfalte (*a*), zwischen der jungen Prismenschicht (*pr*) und der Oberfläche des sie bildenden Epithels (*e*) der oberen (äußeren) Mantelfalte, liegt eine Schicht erhärteten amorphen Sekretes (*s*), welches noch deutlich die Abdrücke der absondernden Epithelzellen erkennen läßt. (Nach Moynier de Villepoix.)

betrachtet das Periostracum als ein Gebilde, welches nur durch Absonderung von seiten der die Manteltasche auskleidenden Epithelien erzeugt wird, eine Ansicht, die man, gestützt auf die anatomische Lagerung der Teile und zahlreiche Analogien der Skelettbildung niederer Tiere, als die bei weitem wahrscheinlichste wird bezeichnen müssen. Auch bei *Anodonta* steht nach EHRENBAUM das innere Periostracum, welches, wie schon erwähnt wurde, beim Verlassen der Mantelfalte noch sehr dünn ist und unter mannigfacher Faltenbildung zwischen Mantel und Schalenrand verläuft, „in engster Beziehung zu den hier sehr ausgedehnten und zum großen Teil auf die Außenfläche des Mantels gerückten langen Zellen, die das Material zum Dickenwachstum liefern". Die Anatomie des Mantelrandes von *Anodonta* und die Ursprungsverhältnisse des Periostracums aus einer bestimmten Falte desselben sind dann auch von MOYNIER DE VILLEPOIX (181) sehr ausführlich und in völlig zutreffender Weise geschildert worden. Er unterscheidet entsprechend den drei verschiedenen Schalenschichten (Periostracum, Prismenschicht und Perlmutterlage) auch drei verschiedene Zonen des Mantelepithels, von denen jede, wie er meint, durch besondere spezifische Eigentümlichkeiten ihrer Elemente befähigt erscheint, eine gewisse Schalenschicht, und zwar nur diese zu erzeugen. Figur 154 B, die ich der Abhandlung MOYNIERs entlehne und die einen Querschnitt durch Mantelrand und Schale einer jungen *Anodonta* von 10 mm Länge darstellt, zeigt sowohl den Ursprung der Periostracums aus der inneren Mantelfalte, wie auch die Entstehung der Prismen an der Oberfläche der äußeren (oberen) Falte außerordentlich deutlich. Man erkennt an dem Präparat auch sehr schön, daß zwischen der Oberfläche des Prismenepithels („épithélium calcigène") und der jungen Prismenschicht eine amorphe Masse liegt, welche innen ganz deutlich die Abdrücke der unterliegenden Zellkuppen erkennen läßt. Es handelt sich hier zweifellos um ein Sekret der betreffenden Epithelschicht und wahrscheinlich um das Bildungsmaterial für die wachsenden Prismen.

Aehnlich wie TULLBERG läßt STEMPELL bei *Solemya togata* (165) das Periostracum, welches auch, hier im Grunde der Furche zwischen Mittel- und Außenfalte beginnend, von der Außenfläche der ersteren als äußerst dünne Lamelle entspringt und mit seiner Matrix sehr fest zusammenhängt, „nicht allein durch einfache Sekretion, sondern auch teilweise durch eine Art von Verhornungsprozeß aus den distalen Abschnitten der schräggestellten Epithelzellen selbst hervorgehen" (? B.). Weiterhin soll sich „das stellenweise sehr hohe Epithel der Außenfalte durch reine Sekretion noch wesentlich an der Verdickung des einmal gebildeten Periostracums beteiligen". Meines Erachtens liegt kein zwingender Grund für die Annahme eines doppelten Bildungsmodus des Periostracums vor, denn das festere Adhärieren der primär gebildeten Lage an sich beweist keineswegs die Entstehung durch Plasmametamorphose. Wenn überhaupt Substanz des Periostracums „sezerniert" werden kann — und dies nehmen STEMPELL wie auch TULLBERG für alle später gebildeten jüngeren Schichten an — dann darf man es wohl als wahrscheinlicher bezeichnen, daß auch die erste Lage in gleicher Weise entsteht. Erst wenn das Periostracum seine endgültige Dicke erreicht hat, beginnt die Kalkabsonderung, und zwar werden zunächst die Prismen an der inneren Fläche aufgesetzt. Ohne allen Zweifel kommt für die Kalkabscheidung das gesamte äußere Mantelepithel in Betracht. TULLBERG (l. c.) hat bei *Mytilus* „eirunde, körnige Zellen" in spärlicher Zahl gefunden, deren physiologische Bedeutung er nicht näher zu bestimmen vermochte (vergl. Fig. 162 d und Fig. 163 B, c). Offenbar gleichartige Zellen hat auch STEMPELL bei Nuculiden gesehen und sie als „Kalkzellen" gedeutet. Doch spricht schon der Umstand, daß sie sich in der Mehrzahl der Fälle im äußeren Mantelepithel nicht finden, gegen diese Auffassung (vgl. später).

b) Die Bildung der „Prismen".

Wie gestalten sich nun die allerersten Anfänge der Prismen, und welcher Art sind die Beziehungen zwischen Periostracum und Prismenschicht? Indem sich jenes mehr und mehr durch Anlagerung neuer Substanzschichten (Apposition) verdickt und sich dabei vom Orte seiner ersten Entstehung, dem Grunde der Manteltasche, immer weiter entfernt, erleidet es unter dem Einfluß immer anderer Zellschichten, an denen es sozusagen vorübergleitet, jene merkwürdigen Veränderungen, durch welche es Schritt für Schritt zur organischen Grundlage der Prismenschicht wird.

Ich habe die betreffenden Verhältnisse nur bei *Anodonta* untersucht, glaube jedoch, daß das hier Ermittelte auch für die Prismenentwicklung in anderen Fällen Geltung haben wird. *Anodonta* ist insofern vielleicht kein ganz günstiges Objekt, als hier das Periostracum gerade in der Gegend des Schalenrandes reichliche Faltenbildungen aufweist, welchem Umstande jener hauptsächlich sein eigentümlich blättriges Gefüge verdankt. Infolgedessen finden sich, wenn man das Periostracum entfaltet denkt, Prismenanfänge in verschiedenen Zonen entwickelt, und man kann durch vorsichtiges Aufblättern des Schalenrandes leicht eine ganze Anzahl von Lamellen gewinnen, von denen jede einzelne dieselbe Reihenfolge der Bildungsstadien darbietet.

Die allerjüngsten Prismenanlagen (Fig. 165A) bilden stets sehr kleine, durch ihr verschiedenes Lichtbrechungsvermögen von der umgebenden Grundsubstanz sich deutlich abhebende, runde Gebilde, welche bei hoher Einstellung hell, bei tiefer dunkler als die Umgebung erscheinen und zunächst völlig homogen aussehen. Sehr bald bemerkt man dann, daß sie unter gleichzeitiger Vergrößerung konzentrisch geschichtet werden.

Es hebt sich ein stärker lichtbrechender Kern von einem blasseren Ringsaum ab, wenn der Durchmesser des ganzen Gebildes etwa dem eines menschlichen roten Blutkörperchens entspricht. Bei weiterer Vergrößerung bildet sich nun, wenn der erste Randsaum eine gewisse Größe erreicht hat, ein neuer aus, und man überzeugt sich bei Betrachtung des Präparates von der äußeren, d. h. der Schalenoberfläche entsprechenden Seite her, leicht, daß der kleine Kern eines jeden solchen jungen Prismas in einem höheren, also dem Beschauer näheren Niveau liegt, als die peripheren konzentrischen Schichten, von denen wieder die äußerste jeweils am weitesten von der Oberfläche (der schließlichen Außenfläche) des Periostracums entfernt liegt. Jeder Ringsaum erscheint anfangs als ein ganz schmaler etwas hellerer Rand, welcher dann allmählich an Breite mehr und mehr zunimmt, wobei naturgemäß die ursprünglich durch ziemlich große Zwischenräume voneinander getrennten Prismenanlagen sich einander immer mehr nähern und die organische Zwischensubstanz entsprechend verdrängt wird. Erst wenn eine gewisse, keineswegs konstante Breite des ersten Randsaumes erreicht ist, beginnt sich ein zweiter und eventuell dritter zu bilden. Sind die jungen Prismen einander inzwischen bis zur Berührung nahegerückt, so beginnen sie sich bei weiterem Dickenwachstum gegenseitig polygonal abzuplatten. Von nun ab wächst das Prisma nicht mehr in die Dicke, sondern nur noch in die Länge. Während die jüngsten Prismenanlagen ausnahmslos rund sind, nehmen sie an vielen Stellen noch vor der Berührung eine etwas unregelmäßige Form an und erscheinen dann in Flächenansicht oval

oder zeigen vielfach gebogene und geschwungene Konturen. Seltener kommt es zu tieferen Einkerbungen des Randes, der dann bisweilen schon auf einer relativ frühen Entwicklungsstufe ein fein gezacktes oder gezähneltes Aussehen gewinnt. Im Verlaufe des weiteren Dickenwachstums entstehen aus diesen Formen jene schon oben erwähnten, oft tief eingekerbten, kannelierten Prismen, denen man bei *Anodonta* nicht selten begegnet. Außerordentlich häufig beobachtet man eine mehr oder weniger vollkommene Verschmelzung benachbarter Prismenanlagen, und zwar in den verschiedensten Altersstadien. Es geschieht dies regelmäßig, wenn zwei noch in die Dicke wachsende junge Prismen so nahe zu liegen kommen, daß sie sich zunächst nur an einem Punkte berühren. Durch weitere Kalkablagerung entsteht dann eine flächenhafte Berührung, und man erhält vielfach Bilder, welche lebhaft an sich teilende Zellen erinnern (Fig. 165).

Es muß ausdrücklich hervorgehoben werden, daß die einzelnen, ursprünglich gleich großen jungen Prismenanlagen weiterhin sehr verschieden rasch wachsen, so daß in geringer Entfernung vom äußersten Rande der Prismenschicht größere und kleinere Elemente bunt durcheinander gemischt sind. Haben sich die einzelnen Prismen erst einmal lückenlos zusammengeschlossen und ist daher ein weiteres Dickenwachstum derselben unmöglich, so kann natürlich das Flächenbild der ganzen Schicht keinerlei Veränderungen mehr erfahren, und alle diejenigen Elemente, welche vor ihrer Einkeilung zwischen andere nicht zu normaler Dicke gelangten, können nur noch in die Länge wachsen. Daß aber auch dieses vielfach begrenzt ist und früher oder später erlischt, zeigen die zahlreichen sich auskeilenden Formen.

Weitere Aufschlüsse über die Art der Prismenbildung liefert die Untersuchung entkalkter Präparate. Hat man eine Randlamelle einer Anodonten-Schale mit schön entwickelten Prismenanlagen aller Altersstadien zur Verfügung, so beobachtet man nach Entkalkung mit Essigsäure ein Bild, wie es Fig. 165 B wiedergibt. Man sieht noch alle Strukturverhältnisse des ursprünglichen Präparates, nur gewissermaßen schärfer, ich möchte sagen, schematisch ausgeprägt. Insbesondere erscheint die konzentrische Schichtung der jungen Prismen in der Flächenansicht außerordentlich deutlich und schon bei den allerjüngsten Anlagen insofern angedeutet, als dieselben bei einer gewissen Einstellung im Zentrum ein Pünktchen erkennen lassen, welches vor Entfernung des Kalkes nicht sichtbar ist und offenbar den allerersten Beginn der Ablagerung markiert. Es darf hier nicht unerwähnt bleiben, daß, während vor der Entkalkung die jüngsten Prismenformen bei hoher Einstellung heller, bei tiefer dunkler als die Umgebung erscheinen, sich dies nach Entfernung des Kalkes gerade umgekehrt verhält. Sehr deutlich läßt sich auch wieder die Tatsache konstatieren, daß in jedem Falle, wo bereits mehrere konzentrische Ringe entwickelt sind, dieselben niemals bei einer bestimmten Einstellung gleich deutlich erscheinen und daher auch nicht in einer und derselben Ebene gelegen sein können. Stets liegt bei Betrachtung von der Außenseite der Schale her der innerste kleinste Kreis dem Beschauer am nächsten, und man muß den Tubus um so tiefer senken, wenn man einen weiter nach außen gelegenen Ring scharf sehen will. An nicht entkalkten Präparaten lassen sich in geradem Aufblick von oben selten mehr als 4 kon-

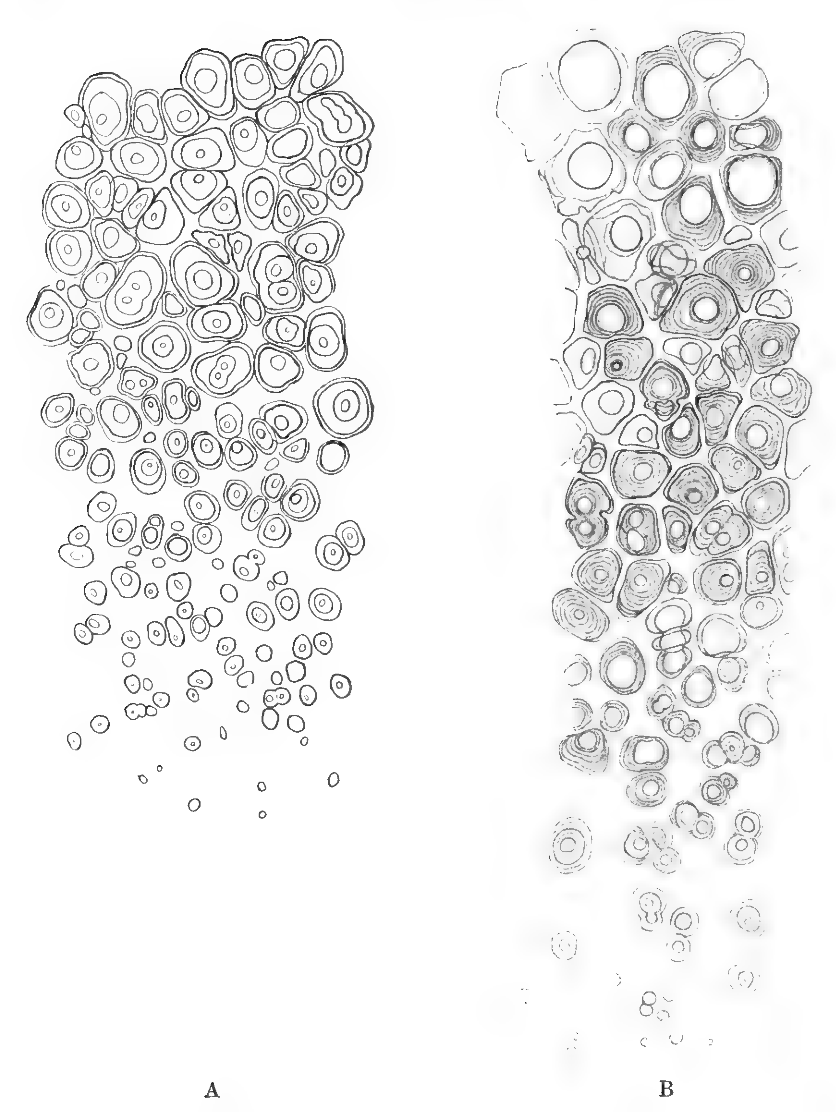


Fig. 165. A Prismenentwicklung bei *Anodonta*. B Ebensolches Präparat entkalkt. (Nach Biedermann.)

zentrische Ringe erkennen, deren gegenseitiger Abstand nach außen hin immer kleiner wird; nach Behandlung mit Säuren dagegen bemerkt man in der Regel auch an älteren Prismenanlagen bei tiefer Einstellung in der Peripherie ein System sehr dicht zusammenliegender konzentrischer Kreise, welche unzweifelhaft den zuletzt gebildeten, jüngsten Schichten entsprechen. Es darf demnach als sicher gelten, daß der erste Beginn eines Prismas wenigstens bei *Anodonta* nicht, wie F. Müller seinerzeit annahm, innerhalb eines allseitig geschlossenen Hohlraumes des Periostracums erfolgt (vergl. Fig. 164 A), sondern, wie schon Moynier de Villepoix richtig erkannte, als

Auflagerung auf der Innenfläche desselben entsteht und ausschließlich durch Apposition wächst.

Versucht man sich auf Grund der mitgeteilten Befunde ein Bild des ganzen Vorganges zu machen, so muß vor allem daran festgehalten werden, daß jede Berechtigung zu einer Trennung der organischen Grundsubstanz der Prismenschicht vom sogenannten äußeren Periostracum (Cuticula, äußerer organischer Schalenüberzug) fehlt. Es kann daher auch die Absonderung von Conchiolin nicht ausschließlich als eine Funktion des Epithels jener Tasche angesehen werden, in welcher das Periostracum primär wurzelt, sondern es beteiligen sich offenbar auch Zellen der äußeren Manteloberfläche daran. Ein Blick auf einen Querschliff durch die Schale von *Margaritana* zeigt außerdem sofort, daß in diesem Falle eine gewisse Rhythmizität des Sekretionsprozesses besteht, die nur auf einem entsprechenden Funktionswechsel der Mantelepithelzellen beruhen kann, indem abwechselnd anorganische (Prismen und Perlmutter) und organische (Conchiolin) Schichten abgesetzt werden. Diese Tatsache hat auch schon Tullberg (l. c.) hervorgehoben und ganz richtig aufgefaßt. Er drückt sich darüber folgendermaßen aus: „Dadurch (d. h. durch die früher schon beschriebene Anordnung der Schichten, vgl. Fig. 150) wird es klar, daß dieselben Teile des Mantels der *Margaritana* während einer gewissen Zeit eine periostracumähnliche Schicht, während einer anderen Zeit äußere (d. h. Prismen) und während wieder einer anderen innere (d. h. Perlmutter) Substanz absondern können“ (l. c., p. 35).

Die ursprünglich außerordentlich dünne Conchiolinhaut, welche als inneres Periostracum aus der Mantelrandfalte hervorkommt, verdickt sich durch Auflagerung neuer Substanzschichten mehr und mehr, bleibt aber zunächst noch rein organisch. Erst an der Umbiegungsstelle am Schalenrand beginnt an einzelnen, ziemlich weit voneinander entfernten Punkten die Auflagerung jener kleinen runden Scheibchen und damit die Prismenbildung.

Ueber die Natur dieser Scheibchen und ihre weitere Metamorphose gibt die Untersuchung im polarisierten Lichte den sichersten Aufschluß.

Während die allerjüngsten Prismenanlagen zunächst noch einfachbrechend sind, wie die Grundsubstanz selbst, beginnen sie nach Ablagerung der nächsten Schichten sehr bald auf dem dunklen Grunde des Gesichtsfeldes leuchtend hervorzutreten. Immer ist es der „Kern“, also die älteste Schicht, welche diese Eigenschaft zuerst annimmt, und es kann eine solche Prismenanlage, von der Fläche gesehen, im gewöhnlichen Lichte schon 2—3 konzentrische Kreise (Verdickungsschichten) aufweisen, ehe der Kern doppelbrechend wird. Sobald dies der Fall ist, macht sich dann aber auch sofort eine höchst charakteristische Eigentümlichkeit bemerkbar, welche in der Folge alle jungen Prismen auszeichnet, nämlich das Auftreten eines schwarzen Kreuzes, welches die Fläche des optischen Querschnittes in vier zunächst nur ganz schwach, weiterhin aber hell leuchtende Quadranten teilt. Das zierliche Bild, welches infolgedessen jede solche junge Prismenkolonie zwischen gekreuzten Nicols darbietet, soll Fig. 166 vergegenwärtigen. Es ergibt sich hieraus un-

mittelbar die wichtige Folgerung, daß alle jungen Prismen eine sphäritische Struktur, ähnlich wie Stärkekörner, besitzen.

Es geht aus dem geschilderten optischen Verhalten unmittelbar hervor, daß die kristallinische Abscheidung von kohlen-

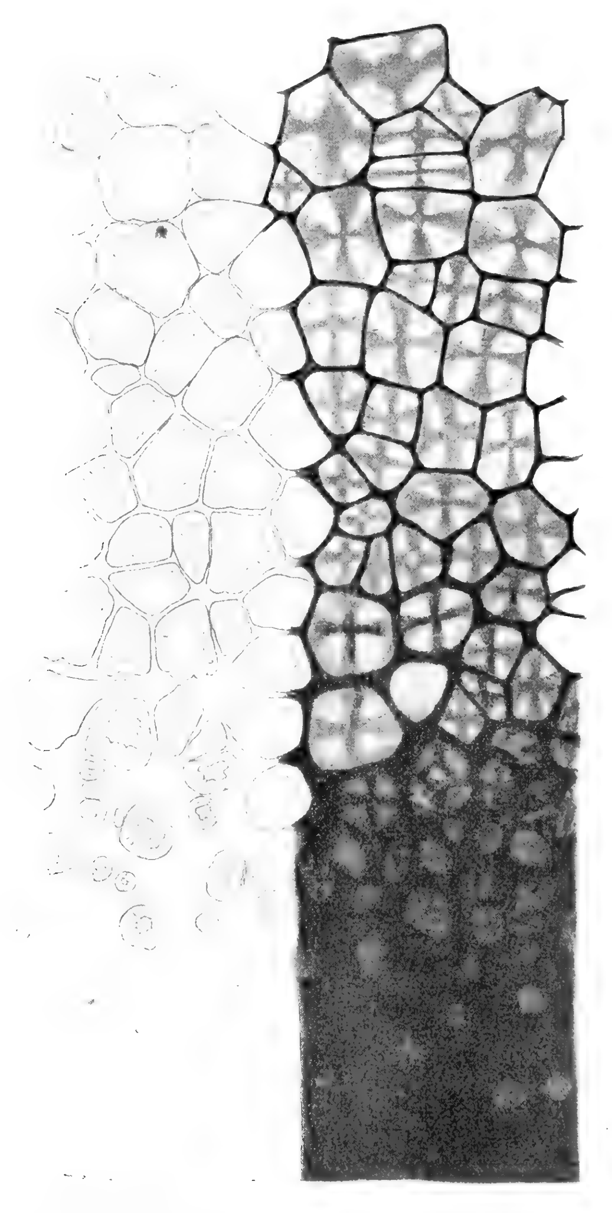


Fig. 166. Junger Schalenrand von *Anodonta*. Entwicklung der Prismen, die linke Hälfte des Präparates in gewöhnlichem Licht, die rechte zwischen gekreuzten Nicols gesehen. (Sphäritenkreuze.) (Nach Biedermann.)

saurem Kalk in sphäritischer Anordnung sich erst allmählich in dem wahrscheinlich als weiche kolloïdale Masse an der Innenfläche des Periostracums abgesetzten Sekrete vollzieht. Dies ergibt sich unmittelbar aus der Betrachtung des von Moynier de Villepoix abgebildeten Schnittes durch den Mantelrand von *Anodonta* (vgl. Fig. 164 B). Auch V. v. Ebner (50a) spricht davon, „daß von den Bildungszellen zunächst eine zusammenhängende hautartige Lage organischer Substanz abgelagert wird, in welcher erst sekundär die Prismenanlagen auftreten". Daß dieses Sekret bei *Anodonta*, sowie in allen den Fällen, wo innerhalb der Prismen- und Perlmutterlage keine dickeren rein organischen Querschichten vorkommen und das Conchiolin nur die einzelnen Prismen voneinander abgrenzt, gleichzeitig sowohl organische wie anorganische Bildungssubstanzen (Conchiolin, Kalkverbindungen) enthalten muß, ist ohne weiteres klar, und es fragt sich nur, in welcher Weise sich später die Scheidung vollzieht. Das Wesentlichste dürfte nach meiner Ueberzeugung das Auskristallisieren iu einem kolloïdalen Medium sein. Gleichwohl ist das, was sich zuerst aus dem ursprünglich ungeformten Sekret als geformte Bildung ausscheidet (eben jene Scheibchen), offenbar nicht von vornherein Calciumkarbonat, sondern etwas anderes, und darin liegt, wie mir scheint, eine nicht unerhebliche Schwierigkeit des Verständnisses. Bringt man eine gut entwickelte Kolonie von Prismenanlagen mit der zugehörigen Periostracumlamelle auf einen Objektträger mit einem Tröpfchen einer Lösung von Ammoniummolybdat in HNO_3 zusammen, so bilden sich sehr bald Kristalle von Ammoniumphosphormolybdat in Form von gelben Körnern verschiedener Größe (vgl. Behrens, Mikrochem. Analyse, p. 112 u. 165). Noch leichter läßt sich der reiche Gehalt der jungen neugebildeten Schalensubstanz an Phosphorsäure durch Bildung von Trippelphosphat erweisen. Betupft man das Objekt mit HCl oder Essigsäure, bringt dann einen Tropfen ammoniakalischer Lösung von NH_4Cl dazu und verbindet nun ein nebengesetztes Tröpfchen einer $MgSO_4$-Lösung durch eine Straße mit jenem, so bilden sich fast sofort Kristalle von Trippelphosphat. Bei großem Ueberschuß von NH_3 entstehen büschlige Aggregate oder einzelne schmale prismatische Kristalle (vgl. Haushofer, Mikroskopische Reaktionen, Braunschweig 1885). Es besteht somit kein Zweifel, daß die zuerst abgelagerten Kalkgebilde der jungen Schale noch nicht das optische Verhalten typischer Sphärolithen aus kohlensaurem Kalk zeigen. Daß sie trotzdem anorganischer Natur sind, scheint aus ihrer Löslichkeit in verdünnter Essigsäure hervorzugehen. Daß sie phosphorsauren Kalk enthalten, ergibt sich aus ihrem mikrochemischen Verhalten. Ob auch Calciumkarbonat bereits vorhanden ist, bleibt zunächst unentschieden, denn eine Gasentwicklung konnte ich niemals mit Sicherheit bei der Lösung feststellen. Als wahrscheinlich muß ich es bezeichnen, daß die Scheibchen vorwiegend (ob ausschließlich?) aus Phosphat bestehen.

Es ist sehr bemerkenswert, daß, wie bereits C. Schmidt (155) feststellte, auch im Mantel von Muscheln (*Anodonta*, *Unio*) erheb-

liche Mengen von **phosphorsaurem Kalk** enthalten sind. Es ergaben 100 Teile des bei 120° getrockneten Mantellappens:

	Unio	*Anodonta*
Asche	17,56 Proz.	18,36 Proz.
worin phosphorsaurer Kalk	84,56 „	81,25 „

so daß nach Schmidts Berechnung auf 100 Teile der trockenen Mantellappen kämen:

	Unio	*Anodonta*
phosphorsaurer Kalk	14,85 Proz.	14,91 Proz.
$CaCO_3$, Na-Phosphat, NaCl und $CaSO_4$	2,71 „	3,45 „
	17,56 Proz.	18,36 Proz.

Auch Voit (185), der die Mantellappen von *Margaritana* untersuchte, fand darin reichlich Phosphate. Der frische Mantel braust nicht bei Zusatz von Säure. Endlich hat ganz neuerdings Bütschli (30) solche Bestimmungen an *Anodonta* wiederholt und konnte bestätigen, daß in der Tat die Asche des Mantels zu **73,85 Proz.** aus Phosphaten besteht, doch tritt der phosphorsaure Kalk darin sehr zurück, da die Berechnung des CaO in der Analyse auf $Ca_3P_2O_8$ nur 28,23 Proz. der Asche betrifft. Leider fehlen zurzeit vergleichende Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung ganz junger Schalen resp. der fortwachsenden Schalenränder. Sicher ist, daß in der völlig entwickelten Schalensubstanz aller bis jetzt untersuchten Muscheln (vgl. die Tabellen bei Bütschli) phosphorsaurer Kalk so gut wie ganz fehlt. In welcher Beziehung nun die doch wohl sicher auch in das Sekret des Mantelepithels übergehenden Phosphate zu den ersten Prismenanlagen stehen und in welcher Weise später Calciumphosphat durch Calciumkarbonat ersetzt wird, entzieht sich vorläufig noch der Beurteilung. Keineswegs verhält sich die Sache so einfach, wie Moynier de Villepoix meinte, der seinerzeit zu der Ansicht gelangte, daß „les formations calcaires du test paraissent débuter par le dépôt à la surface du périostracum de petites masses de matière albuminoïde sécrételés par l'épithélium. Il est permis de supposer que ces masses servent de centre d'attraction aux éléments de mucus et déterminent la cristallisation de calcaire et la séparation de la matière organique“.

Es muß noch bemerkt werden, daß **Calciumphosphat** in anderen Fällen tatsächlich bei der Schalenbildung den kohlensauren Kalk vertreten kann. So ist es bekannt, daß sich bei manchen **Brachiopoden** die Schale aus wechselnden Lagen von Chitin und Calciumphosphat mit etwas Calciumkarbonat zusammensetzt (**Lingu-liden**), während sie bei *Crania* aus Schichten von $CaCO_3$ besteht.

Sind nun erst einmal typische Sphärokristalle aus $CaCO_3$ gebildet, so erfolgt das weitere Wachstum in der Weise, daß, solange sie sich nicht unmittelbar berühren, von innen her sukzessive weitere derartige Kalkscheiben von rundlicher Form und zunehmender Größe abgelagert werden, bis endlich das Zusammenstoßen der sich gegenseitig abplattenden Prismen ein weiteres Wachstum in die Dicke unmöglich macht. Da dieser Moment im allgemeinen bald erreicht ist, so stellt der älteste nach außen gewendete Teil jedes Prismas einen ganz flachen, oben abgestumpften Kegel dar, dessen Spitze unmittelbar unter der äußeren Fläche des Periostracums liegt und dessen

Mantelfläche entsprechend den Rändern der übereinander gelagerten, ungleich großen Kalkplättchen stufenförmig eingekerbt erscheint (vgl. Fig. 151 A). Hat man den Kalk entfernt, so bleibt ein entsprechender negativer Abdruck, sozusagen eine Matrize des äußeren Prismenendes in der Conchiolinmasse des Periostracums zurück und erscheint hier, von der Fläche gesehen, als ein System konzentrischer Kreise. In bezug auf das weitere (Längen-)Wachstum der Prismen sei nur noch bemerkt, daß es sich dabei, wie namentlich die merkwürdigen optischen Eigenschaften der Prismensubstanz erkennen lassen, um eine Art von Kristallisationsprozeß zu handeln scheint, in dem Sinne, daß jede einmal gebildete Prismenanlage sich durch Anlagerung immer neuer Teilchen anorganischer Substanz nach Maßgabe des zur Verfügung stehenden Raumes vergrößert, wobei die Teilchen wie in einem wirklichen Kristall nach bestimmten Gesetzen sich zusammenordnen. Man sieht leicht, daß es sich dabei gar nicht notwendig um eine stetig formende Mitwirkung lebendiger Zellen handeln muß, wie sie bei vielen aus Chitin bestehenden Cuticulargebilden zu konstatieren ist, sondern es genügt offenbar, wenn nur von seiten des Mantelepithels fortdauernd oder in gewissen Intervallen organische und anorganische Substanz in einem richtigen Mischungsverhältnis, d. h. also ein Sekret geliefert wird, welches Material sowohl zur Bildung der Prismen, wie zur Herstellung eines verbindenden organischen Kittes (der Zwischensubstanz) enthält.

Könnte noch ein Zweifel darüber bestehen, daß der Bildung und dem Wachstum der Prismen der Muschelschalen im wesentlichen ein Kristallisationsvorgang zugrunde liegt, so würde er durch die Tatsache beseitigt, daß es ohne Schwierigkeit gelingt, künstlich, und zwar auch ohne Mitwirkung einer kolloïdalen organischen Substanz aus rein anorganischen Lösungen ganz analoge Bildungen zu gewinnen. Schon im Jahre 1872 hat P. Harting (71) über eine größere Anzahl von Versuchen berichtet, die sich auf die künstliche Darstellung gewisser Strukturelemente der Kalkschalen und Kalkskelette wirbelloser Tiere bezogen, und namentlich auch darauf hingewiesen, daß die betreffenden Gebilde sich durch besondere Formenmannigfaltigkeit auszeichnen, wenn Gelegenheit zur gleichzeitigen Entstehung von Calciumphosphat und Calciumkarbonat gegeben ist

Bringt man Tropfen einer konzentrierten $CaCl_2$-Lösung in einem Uhrgläschen in eine Mischung von etwa gleichen Teilen konzentrierter Lösung von Na_2CO_3 und Na_3PO_4, so findet man etwa nach wochenlangem Stehen sehr mannigfache Kalkgebilde vor, unter denen sich bisweilen auch größere und kleinere Bruchstücke von ganz homogenen durchsichtigen Platten finden, welche an einer oder wohl auch an beiden Flächen mit runden Scheibchen oder richtiger knopfförmigen Gebilden besetzt sind (Fig. 167 a). An Stellen, wo die Plättchen gekrümmt waren, konnte ich mich leicht überzeugen, daß alle diese Gebilde über die Ebene der Grundplatte mehr oder weniger konvex hervorragen, wie es ja auch von den jüngsten *Anodonta*-Prismen gilt; mit diesen zeigen jene Knöpfchen auch insofern volle Uebereinstimmung, als sie konzentrisch geschichtet erscheinen, indem sich ein etwas stärker lichtbrechender (älterer) Kern von einer blasseren (jüngeren) Randzone deutlich abhebt. Zwischen gekreuzten Nicols bleiben sie in jeder Lage dunkel. Mehrfach habe ich aber auch Plattenfragmente gefunden, welche dicht

mit halbkugeligen Höckern und Wärzchen sehr verschiedener Größe besetzt waren, von denen die größeren das dunkle Gesichtsfeld des Polarisationsmikroskopes bereits sehr stark aufhellten, während die kleineren und kleinsten noch vollkommen dunkel blieben. Viel häufiger als diese frühesten Entwicklungsstadien von Prismen finden sich in Lösungsgemischen, welche $CaCl_2$, Na_2CO_3 und Na_3PO_4 enthalten, Prismenanfänge von bereits ganz ausgeprägter sphäritischer Struktur, und zwar entweder vereinzelt oder zu einer flächenhaften Mosaik vereint. Ersterenfalls entstehen dann oft Gebilde, von recht ansehnlicher Größe. Es sind das stumpfkegelförmige Körper von nicht immer regelmäßiger Gestalt, welche aus übereinander geschichteten, meist ziemlich dicken, oft aber auch ganz dünnen, kuchenförmigen Sphärolithen bestehen, deren Durchmesser nach der zuerst gebildeten Spitze hin allmählich abnimmt (Fig. 167 b). Die Höhe solcher mit bloßem Auge eben noch als Pünktchen erkennbaren Gebilde, die zwischen gekreuzten Nicols stets ein deutliches dunkles Kreuz erkennen lassen, ist meist nicht beträchtlich, und sind sie daher zwar ihrer Struktur nach, nicht aber in bezug auf ihre Form den typischen Lamellibranchierprismen entsprechend, oder richtiger, sie gleichen nur deren Spitzen (Anfängen). Stets lassen sie überaus deutlich eine radiär faserige Beschaffenheit erkennen, auch sind die Schichtungslinien (Anwachsstreifen) in der Profilansicht durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen ausgezeichnet.

Wenn vielleicht noch Zweifel bestehen könnten bezüglich der Analogie dieser Kalkkegel und der natürlichen Lamellibranchier-Prismen, so liefern doch Präparate, wie eines in Fig. 167 d dargestellt ist, den unumstößlichen Beweis dafür, daß es unter günstigen Bedingungen gelingt, ziemlich ausgedehnte flächenhafte Aggregate gegeneinander polygonal abgeplatteter prismatischer Kalkkörper künstlich darzustellen, die, sowohl im gewöhnlichen wie im polarisierten Lichte untersucht, in allen Einzelheiten den Najaden-Prismen gleichen. Von der Fläche gesehen, zeigen solche Präparate eine Mosaik polygonaler Felder, ohne daß man imstande wäre, eine deutliche radiärfaserige Struktur zu erkennen. Es entsprechen dieselben den Grundflächen, d. h. den zuletzt gebildeten Segmenten der einzelnen Kalkkörper, die nach der anderen Seite hin spitz zulaufen. Zwischen gekreuzten Nicols kann man sich durch Heben und Senken des Tubus leicht überzeugen, daß es sich um Gebilde von immerhin erheblicher Längenausdehnung handelt, indem wie bei einem Schliff durch die Prismenschicht der *Anodonta*-Schale, welcher die abgekappten (nach außen gelegenen) Spitzen der einzelnen Elemente enthält, das dunkle Kreuz nur dann in der Tiefe deutlich auftaucht, wenn man den Tubus so weit senkt, daß man den optischen Querschnitt der zuerst gebildeten Prismenspitzen erblickt.

Umgekehrt erscheinen die Kreuze zu oberst, wenn das ganze dünne Kalkplättchen so orientiert wird, daß die Prismenspitzen dem Beschauer zugekehrt sind. Es darf nicht unerwähnt bleiben, daß sich an solchen Präparaten vereinzelt auch Stellen finden, wo Prismen, wie man bei *Anodonta* häufig sieht, vom Rande her eingekerbt erscheinen (Fig. 167 d). Leider ist es mir nicht gelungen, festzustellen, unter welchen Bedingungen man mit Sicherheit auf die Entstehung derartiger wirklich typischer Prismen in Lösungsgemischen rechnen darf. Daß dazu ein gewisser Zusatz von phosphorsaurem Natron

a

b

d



Fig. 167. a Durchsichtiges Plättchen aus einem Lösungsgemisch von $CaCl_2$, Na_2CO_3 und Na_3PO_4 mit aufgesetzten, konzentrisch geschichteten Kalkkörpern von gleichem Aussehen wie ganz junge Prismenanlagen. b und c Isolierte stumpfkegelförmige, geschichtete Kalkkörper von sphäritischem Bau, vergleichbar den Najadenprismen aus einem gleichen Längsgemisch. d Künstlich erzeugtes flächenhaftes Aggregat von typischen Prismen (einige im polarisierten Licht dargestellt) aus ebensolcher Lösung ohne organischen Zusatz. (Nach BIEDERMANN.)

durchaus erforderlich ist, scheint mir sicher, indessen sind offenbar auch noch andere Momente von Belang, denn ich habe Präparate, wie die eben beschriebenen, doch nicht allzu häufig beobachtet. Jedenfalls beweisen die Versuche, daß ganz typische sphäritische Prismen ohne jede Spur organischer Substanz entstehen können.

Es ergibt sich aus diesen Versuchen zugleich die wichtige Tatsache, daß von einer Beziehung der Prismenmosaik zu der der absondernden Zellen gar nicht die Rede sein kann. Es ist dies um so bemerkenswerter, als in anderen Fällen die besondere Form der Kalkgebilde bei Mollusken (*Sepia*-Schulpe vgl. oben) unzweifelhaft durch die Art der Anordnung der absondernden Elemente sozusagen vorgezeichnet wird („cytogene Differenzierung“ nach Stempell). Auch wenn man von der Anschauung Bowerbanks und Carpenters absieht, der zufolge die Prismenschicht nichts weiter darstellen sollte, als die „versteinerte“ Epithelschicht selbst, sind mehrfach Ansichten laut geworden, welche dahin gingen, die Form der Prismen auf das unterliegende Epithel zu beziehen. Noch in letzter Zeit hat Stempell diese Auffassung mit großer Entschiedenheit vertreten (166). Er ist der Meinung, daß das Mantelepithel „in eine große Anzahl von Sekretionskomplexen zerfällt, welche zwar alle im wesentlichen das gleiche Produkt liefern, die aber doch hinlängliche Selbständigkeit besitzen, um eine absolute Gleichmäßigkeit der gemeinsam erzeugten Sekretmasse auszuschließen. Wenn diese im Epithel präformierten Sekretionskomplexe weder ihre Gestalt noch Stelle ändern, so wird unter ihrem Einfluß in dem erstarrenden Sekretprodukt eine prismatische Struktur zustande kommen, deren Elemente auf der Oberfläche des Epithels senkrecht stehen. Meistens werden die einzelnen Prismen in Gestalt und Größe ihrer Querschnitte wohl genau der Form der erzeugenden Sekretionskomplexe entsprechen.“ .... „Setzen wir nun den Fall, daß die sezernierenden Epithelien und also auch die Sekretionskomplexe ihre Stelle nicht unverrückt beibehalten, sondern sich dem Schalenwachstum entsprechend verschieben, so werden wir gewisse Modifikationen der cytogenen Sekretdifferenzierung erhalten. Wenn sich nämlich die Sekretionskomplexe in ihrer Gesamtheit während des Sekretionsprozesses langsam und allmählich nach einer bestimmten Richtung hin fortbewegen, so werden die von ihnen gebildeten Sekretprismen nicht mehr senkrecht zur Oberfläche des Epithels stehen, sondern in einem Winkel gegen dasselbe geneigt sein, dessen Größe umgekehrt proportional der Geschwindigkeit ist, mit welcher das sezernierende Epithel fortschreitet etc.“ Man sieht, daß Stempell mit Hypothesen nicht kargt, ohne den Versuch zu machen, die Richtigkeit seiner Voraussetzungen auch nur in einem einzigen Falle zu prüfen. Es muß ohne weiteres zugegeben werden, daß „Sekretionskomplexe, wie sie Stempell voraussetzt, d. h. Gruppen von sezernierenden Elementen, in bestimmter Anordnung tatsächlich existieren, und wir haben schon eine ganze Anzahl von Beispielen kennen gelernt (Bildungszellen der Spongiennadeln, der Larvenskelette der Echinodermen, der Kalkplättchen in der *Sepia*-Schulpe), aber gerade für das Mantelepithel der Lamellibranchier lassen sie sich **nicht** nachweisen und sind hier auch sicher nicht vorhanden, obschon Stempell ihre Annahme gerade in diesem Falle als „eine zwingende, logische Notwendigkeit“ bezeichnet. Ueberall, wo man es mit

Sekretionskomplexen zu tun hat, ob diese nun den Wert einer einzelnen Zelle haben oder aus einer Mehrheit von solchen bestehen, zeigt sich die Form des Produktes direkt abhängig von der Unterlage. Betrachtet man nun das Epithel der äußeren Mantelfläche bei Muscheln (Fig. 162a, b), so stellt sich dasselbe als eine Mosaik mäandrisch ineinander gebogener, unregelmäßig gestalteter Zellen dar, in der (bei *Margaritana*) hier und da größere, runde, dunkle Körper zerstreut liegen. Letztere zeigen in der Mitte je einen scharf umrandeten hellen Fleck. Es handelt sich offenbar um Drüsenzellen (Schleimzellen) mit ihren Ausführungsporen. „Das Innere der mäandrischen Zellen besteht aus einem bei mäßiger Vergrößerung granulös erscheinenden Plasma. Stellt man nicht genau auf die Oberfläche des Epithels ein, sondern etwas tiefer, so sieht man zwischen den mäandrischen Zellen ziemlich breite Zwischenräume, so daß die Zellgrenzen als weit auseinanderliegende Doppellinien erscheinen. Stellt man aber genau auf die Oberfläche ein, so werden die Zellgrenzen zu einfachen, feinen Linien. Querschnitte durch das Mantelepithel bestätigen und erklären das Flächenbild. Hier sieht man (Fig. 162 d), daß die Epithelzellen einander an den äußeren und inneren Enden berühren, während ihre mittleren Teile auseinanderweichen und ziemlich weite Räume zwischen sich lassen. An der der Schale zugewendeten Seite weist das Epithel einen sehr deutlichen Alveolarsaum auf.“ (Römer, 145.) Es geht aus diesen Befunden sehr klar hervor, daß weder die Form der Prismen noch auch die polygonale Felderung der Perlmutterschichten mit der Form der Bildungszellen in einem ursächlichen Zusammenhang steht.

Wollte man nun selbst mit Stempell annehmen, daß im vorliegenden Falle die Sekretionskomplexe nur als funktionelle Einheiten existieren und daher an sich nicht sichtbar seien, so stößt man doch auf die größten Schwierigkeiten, wenn man sich erinnert, daß es ja dasselbe Epithel ist, welches z. B. bei *Margaritana* nacheinander organische Substanz (Conchiolin), fast flachliegende Prismen und Perlmutter schichtweise absondert. Es würde sich also hier nicht nur um die von Stempell statuierte Verschiebbarkeit der Sekretionskomplexe handeln, sondern auch um eine durchgreifende formale und funktionelle Umgestaltung derselben, eine Annahme, die man wohl nicht ohne die triftigsten Gründe zu machen geneigt sein wird. Handelt es sich doch eben um ein flächenhaft ausgebreitetes Epithel, dessen einzelne Elemente nicht ihre Lage wechseln können, sondern wenigstens ihre räumlichen Beziehungen zueinander bewahren müssen, wenngleich ein Funktionswechsel besteht. Dieser Wechsel vollzieht sich offenbar ganz plötzlich, denn die Schichten erscheinen immer gegeneinander scharf begrenzt.

In voller Uebereinstimmung mit der Sekretionstheorie und im Gegensatz zu der von Nathusius vertretenen Intussusceptionslehre steht auch die Tatsache, daß mit Ablagerung einer neuen Schicht das Wachstum der vorhergehenden definitiv abgeschlossen ist. So bedeutet denn auch die Bildung der Perlmuttersubstanz immer zugleich das Ende des Prismenwachstums an der betreffenden Stelle.

In manchen Fällen (z. B. bei *Pinna*) — und es sind dies gerade diejenigen, wo die Prismen am längsten werden — beschränkt sich die Perlmutterablagerung auf die ältesten Schalenteile, während

anderenfalls die ganze Innenfläche bis zum Rande mit Perlmutter sozusagen ausgegossen wird. Die außerordentlich feine lamellöse Schichtung läßt von vornherein vermuten, daß bei der Bildung der Perlmuttersubstanz periodische Ausfällung wohl die wichtigste Rolle spielen dürfte. Die optischen Eigenschaften beweisen außerdem, daß sich hier ebenso wie in der Prismenschicht der Kalk (als Aragonit) in kristallinischer Form ausscheidet, doch sind die Einzelheiten gerade in bezug auf diesen Punkt nicht hinlänglich aufgeklärt. In dem an interessanten Einzelbeobachtungen reichen Buche von Stephan Leduc „Théorie physico-chimique de la vie et générations spontanées" (deutsch von A. Gradenwitz unter dem Titel „Das Leben in seinem physikalisch-chemischen Zusammenhang", Halle, L. Hofstetter, 1912, p. 96f.) werden freilich Versuche beschrieben, welche zu einer künstlichen „Synthese des Perlmutters" geführt haben sollen, und es dürfen dieselben hier nicht unerwähnt bleiben, obschon ich glaube, daß sie strenger Kritik bedürftig sind. Ich habe leider selbst bis jetzt nicht Zeit gefunden, mich mit dem Gegenstande näher zu beschäftigen. Leduc breitet eine 10-proz. Gelatinelösung, der pro 5 ccm ein Tropfen Calciumnitratlösung (Konzentration?) zugefügt wird, auf einer Glasplatte aus und läßt, sobald sie erstarrt ist, eine Mischung von Na_2CO_3 oder K_2CO_3 und zweibasischem Phosphat hinein diffundieren. „Wenn die Lösung in Form von Tropfen auf die Gelatine gebracht wird, erhält man kreisförmige periodische Ausfällungen; wird sie aber mittels paralleler Glasplatten geradlinig aufgebracht, so entstehen geradlinige periodische Ausfällungen, und zwar betragen sie 500—1000 pro Millimeter und stellen schöne Spektren liefernde Gitter dar." So interessant nun auch diese Tatsache an sich ist, so berechtigt sie doch in keiner Weise zu der daraus gezogenen Schlußfolgerung, daß „diese Gitter von Calciumphosphat und Karbonat in einer kolloïdalen organischen Substanz nichts anderes sind als die Perlmutter von Mollusken". Gegen eine solche ganz oberflächliche und nur an Aeußerlichkeiten geknüpfte Analogisierung muß auf das entschiedenste Verwahrung eingelegt werden. Dagegen gebe ich gern zu, daß eine folgerichtige Weiterführung solcher Experimente wohl zu wichtigen Ergebnissen führen könnte.

c) Der Funktionswechsel des äußeren Mantelepithels.

Es darf auf Grund aller vorliegenden Untersuchungen mit Sicherheit behauptet werden, daß das primäre Periostracum in einer Tasche des Mantelrandes entsteht (als sogenanntes „inneres" Periostracum) und daß das äußere Epithel desselben auch die ersten Anlagen der Prismen liefert. An dem weiteren Ausbau dieser Gebilde beteiligen sich aber auch weiterhin Epithelzellen der äußeren Mantelfläche und zwar in manchen Fällen noch in vom Rande weit entfernten Bezirken. Dies läßt sich besonders an jugendlichen Schalen ohne Schwierigkeit nachweisen.

Schließlich ist die Abscheidung der Perlmutterschichten eine ausschließliche Funktion des äußeren Mantelepithels, die erst nach vollendetem Längenwachstum der Prismen einsetzt. Dies alles scheint auf den ersten Blick sehr für eine gewisse Spezifizität des absondernden Epithels innerhalb verschiedener Mantelabschnitte zu sprechen. Es gibt nun aber Fälle, und *Margaritana* liefert hierfür ein gutes Beispiel, wo es auch zwischendurch in der Prismenschicht, ja sogar innerhalb

der Perlmutterlage zur wiederholten Ausscheidung von rein organischer Substanz (Conchiolin) ohne gleichzeitige Beimischung von Kalk kommt, und zwar auf weite Strecken vom Rande aus gerechnet. Schon TULLBERG hat ferner auch das Vorkommen von dünnen Prismenschichten innerhalb der (inneren) Perlmutterschicht in demselben Falle behauptet. RUBBEL (150) konnte dies nur bestätigen und stellte an Schliffen „die vollkommene Uebereinstimmung“ dieser Prismen-Zwischenschichten mit der äußeren Prismenlage fest. Auf Grund dieser Erfahrungen nahm schon TULLBERG an, daß das Außenepithel des Mantels imstande sei, **überall** die 3 Schalenschichten zu erzeugen. Einen Beweis für die Richtigkeit dieser Annahme liefern auch die von v. HESSLING (79, 80) so genannten „Oelflecke“ bei *Margaritana.* Es sind dies grünlichgelbe bis dunkelbraune Flecken an der Schaleninnenfläche, die ziemlich regellos verteilt sind und sich an Querschliffen als aufgelagerte Periostracumlamellen erweisen (Fig. 168 C).

Zwischen ihnen und der Perlmuttersubstanz findet man oft Ansätze einer Prismenschicht. Mit fortschreitendem Wachstum der Schale werden die Oelflecken mit Perlmutterlamellen zugedeckt und gelangen so ins Innere der Schale („dunkle Schichten“ TULLBERGS).

Eine den „Oelflecken“ nahe verwandte Erscheinung, welche RUBBEL beschreibt, läßt diese Verhältnisse noch deutlicher erkennen. Mehrere Male fand er auf dem vom Schloßzahn zum Schalenrand ziehenden Schalenwulst dunkelbraune bis schwarze Flecken. In einem Falle wurde ein solcher Flecken, der sich halbkugelig emporwölbte, in der Mitte des Schalenrandes an der Mantellinie gefunden. Wie ein Schliff zeigte, handelte es sich um eine starke Anhäufung von Periostracumsubstanz, die von dünnen Prismenschichten unterbrochen ist. „Die ganze Masse der hier lagernden Periostracumsubstanz muß lokal gebildet, d. h. von den anliegenden Teilen des Mantels abgeschieden worden sein, denn es liegt nirgends eine Andeutung vor, daß sie etwa vom äußeren Schalenrande hierher transportiert sein könnte“. (RUBBEL.)

Es ist seit lange bekannt, daß Muscheln imstande sind, Schalendefekte wieder auszubessern, auch wenn sie weit vom Rande über der Mantelfläche lokalisiert sind. Man sieht leicht, daß die Untersuchung solcher Regenerate über die Leistungsfähigkeit des Mantelepithels im allgemeinen wohl Aufschluß geben könnte. Solche Versuche hat bei *Anodonta* schon MOYNIER DE VILLEPOIX (182) gemacht, aus welchen sich in der Tat wichtige Folgerungen über die Bildung des Periostracums und der Prismen ergeben. Es wurden beträchtliche Stücke am Rande oder an der Seite der Schale weggebrochen, so daß der unversehrte Mantel bloßlag. Die Oeffnung wurde entweder mit einem Holzplättchen oder durch ein untergeschobenes Lederstückchen verschlossen, bisweilen aber auch ganz frei gelassen. Die operierten Tiere wurden dann in ein Bassin gebracht, welches von dem Bache gespeist wurde, aus dem die Muscheln stammten, oder sie wurden in ganz kalkfreiem Wasser gehalten. Nach 4 Monaten (Februar—Juni) waren in allen Fällen die Defekte verschlossen durch neugebildete Schalensubstanz. Handelte es sich um Neubildung des Schalenrandes, so fand sich zunächst das vielfach gefaltete Periostracum in ganz normaler Weise regeneriert und „sur sa face externe par rapport à

l'animal" bedeckt mit Gruppen von Kristallen „en houppes ou en sabliers quelquefois isolés et en forme de navette ou des prismes mal definis". Diese Kristalle sollen nicht aus $CaCO_3$ bestehen, sie lösten sich in Säuren ohne Gasentwicklung, wobei ein organischer Rückstand in Form der Kristalle übrig blieb, der Eiweißreaktionen gab. Weiterhin entstehen dann verschiedene Entwicklungsstadien der Kalkprismen, die Moynier folgendermaßen beschreibt: „Des masses irrégulières à contours definis mais non rigoureusement géométriques, circulaires elliptiques ou obscurement polygonales, d'abord transparentes, puis granuleuses. Clairsemées au début de la formation elles se rapprochent graduellement jusque'au contact. Une partie de ces masses est sans action sur la lumière polarisée, l'autre, au contraire, après le croisement des nicols, brille d'un vife éclat dans le champs

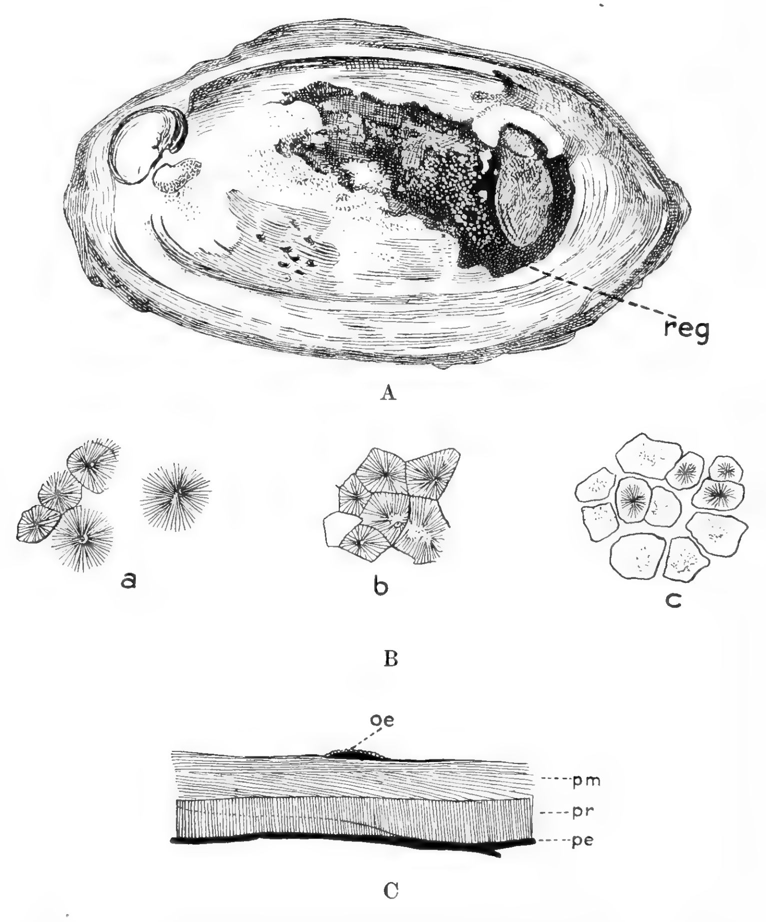


Fig. 168. A Schalenregenerat (*reg*) bei *Margaritana*. Der große dunkle Komplex, der sich von der rechten Seite bis über die Mitte der Innenfläche erstreckt, stellt eine vom darunter befindlichen Mantelepithel sezernierte Periostracumlamelle dar, zum Verschluß des Schalendefektes gebildet. B Bildungsstadien der Prismenschicht auf einem Schalenregenerat bei *Margaritana*. C Querschliff durch die Schale an Stelle eines „Oelleckes" (*oe*); *pe* Periostracum, *pr* Prismen, *pm* Perlmutter. (Nach Rubbel.)

obscure de la préparation. Un peu plus loin les masses en question se rapprochant prennent une forme nettement polygonale. Plus en arrière enfin, les membranes de séparation de ces polygones se replient vers l'intérieure en convergeant vers le centre, mais sans atteindre. Sous un fort grossissement on voit, que ces replis séparent des cristaux irradiés autour d'un centre réfringent et que l'ensemble, dans lequel on constate la présence des zones concentriques très mince donne à la lumière polarisée, la croix noire caractéristique autour de laquelle se forment, en outre, des irisations concentriques."

Auch bei Individuen, welche in kalkfreiem Wasser gehalten wurden, fanden sich die erwähnten Kristalle auf dem neugebildeten Periostracum, doch sind sie weniger regelmäßig und minder zahlreich, dagegen fehlten Prismen vollständig. Betraf die Verletzung der Schale nicht den Rand, sondern die Fläche, so füllte sich die Oeffnung vom Rande her mit einer geschichteten Masse aus, welche aus Membranen organischer Substanz und zwischen- bzw. aufgelagertem Kalk besteht, welch letzterer in sehr verschiedenen Formen auftreten kann. Man findet sehr regelmäßige Rhomboëder, die sich ohne Gasentwicklung in Säuren lösen (? B.); es finden sich ferner unzweifelhafte Sphäriten, ganz analog jenen, welche die Jugendzustände der Prismen am Schalenrande bilden, die zwischen gekreuzten Nicols ein schwarzes Kreuz zeigen; schließlich finden sich in den dicksten Partien förmliche Schichten von kristallinischem $CaCO_3$ („plages cristallines de carbonate de chaux"), deren Achsen in sehr verschiedenen Richtungen liegen, wie man sich durch Drehung des Nicols überzeugt, wobei die verschiedenen Schichten nacheinander verdunkelt werden.

Moynier gibt an, daß die Zellen des Mantelepithels an den Stellen, welche in Folge der Entfernung der Schale zu anhaltender sekretorischer Tätigkeit gezwungen werden, ein vom normalen sehr abweichendes Verhalten darbieten. Die Zellen erscheinen auffallend verlängert, mit einem großen ovalen Kern, der obere Teil des Plasmas ist granuliert. Nach 4-monatigem Aufenthalt in kalkfreiem Wasser soll ferner die ganze Schale durchscheinend und sehr weich geworden sein, obschon sie noch Kalk enthielt. Man müßte also wohl eine Wiederauflösung des Kalkes seitens des Tieres annehmen.

Rubbel (151) hat ganz neuerdings solche Regenerationsversuche auch an der Flußperlmuschel gemacht. „Unterhalb einer Schalenverletzung bildete der Mantel im Verlauf einiger Monate ein braunes Häutchen, daß die Oeffnung verschloß. Man sieht an der beistehenden Fig. 168, daß das Regenerat (*reg*) bedeutend größer ist, als die in der rechten Hälfte der Schale unter dem Schließmuskelansatz gelegene Oeffnung. Der große dunkle Komplex stellt eine von dem darunter befindlichen Mantelepithel sezernierte Periostracumlamelle dar, die den Zweck hat, den Schalendefekt zu verschließen . . . . auf der Innenseite des Regenerates lagern große Mengen weißer Kalkkörperchen, die bei mikroskopischer Betrachtung radiäre Streifung und konzentrische Schichtung erkennen lassen" (Fig. 168 A). Diese Kalkkörnchen entsprechen in ihrem Bau und in ihrer Lagerung den „cristallisations calcaires", die Villepoix als den Begin der Prismenbildung bei *Anodonta* bezeichnet. An anderen Stellen zeigte sich bereits das Zusammendrängen jener Kalkkörner zur Bildung einer polygonalen Felderung. Ferner erkennt man bei starker Vergrößerung auf dem Regenerat

dunkelbraune, stark lichtbrechende Körnchen. Sie sind konzentrisch geschichtet und manchmal zu zweien und dreien verschmolzen. Vermutlich entsprechen sie den „globules jaunâtres", die Villepoix auf dem Periostracum lebhaft wachsender Schalenteile fand. Es geht daraus hervor, „daß die Regenerate aus Periostracumsubstanz bestehen, an der die Prismenbildung eben beginnt. Auf Schnitten und Schliffen lassen sich ebenfalls Farbe und Schichtung des Periostracums in den Regeneraten nachweisen. Nun steht keines dieser Regenerate mit dem Mantelrande in Verbindung, von dem das äußere Periostracum der Schale geliefert wird. Sie sind vielmehr von dem unter den verletzten Schalenstellen gelegenen Mantelepithel sezerniert. Es sind also die Außenepithelzellen des Mantels fähig, außer dem Perlmutter auch Periostracum und Prismenschicht zu bilden." (Rubbel.)

d) Die Perlenbildung.

Bei weitem die wichtigsten Fortschritte in der Erkenntnis des Wesens der Schalenabsonderung bei Lamellibranchiern verdanken wir jedoch dem erneuten Studium der Perlenbildung und es bedeutet die Arbeit von Rubbel (l. c.) hier einen sehr bedeutsamen Erfolg, ja man darf sagen, daß sie für unsere Auffassung dieses vielleicht merkwürdigsten Sekretionsprozesses grundlegend ist.

Das Problem der Perlenbildung hat im Laufe der Zeiten sehr verschiedene Lösungen erfahren. Wieder begegnet uns Reaumur als der erste, der den wirklichen Sachverhalt richtig erkannte und in seiner der Akademie zu Paris 1717 überreichten Abhandlung (142) den Satz aussprach, man könne sich die Perlbildung nicht wohl anders erklären, wie die Entstehung der Perlmutter des Tieres selbst. Er stützte sich dabei vornehmlich auf die Tatsache, daß (bei *Mytilus*) die Farbe und Struktur der Perlen ihrem Entstehungsorte entspricht. Diejenigen Teile des Mantels, die die weiße Perlmutterlage bilden, liefern weiße Perlen, während die mit dem vorderen rötlichen Schalenabschnitt in Berührung stehenden Bezirke rötliche Perlen produzieren. Diese letzteren fand Reaumur aus feinen Fasern („filets") gebildet, die er als vierseitige Prismen zeichnet; aus den gleichen Elementen zusammengesetzt erwies sich auch die rötliche Schalenschicht. Die weißen Perlen dagegen waren aus einer sehr großen Anzahl konzentrischer Schichten aufgebaut, die genau den dünnen Lamellen entsprachen, aus denen die Perlmutterschicht bei *Mytilus* besteht.

Den schärfsten Ausdruck findet diese Uebereinstimmung im Bau der Perlen und der Schalen selbst in der Definition von v. Hessling (79, 80): „Perlen sind in Kugelgestalt umgewandelte Schalen; sie teilen mit ihnen alle histologischen, physikalischen und chemischen Eigenschaften, soweit letztere nicht der runden Form allein angehören und erleiden mit ihnen in allen ihren Bildungsstadien gleiche Schicksale." Dieser Satz fand namentlich auch in den Untersuchungen von Möbius (116) über die feinere Struktur der Perlen umfassende Bestätigung. Er stellte fest, daß es sich in der Mehrzahl der Fälle nicht um eine einheitliche Struktur handelt, sondern daß die Perlen fast immer geschichtet sind und daß die Schichtenfolge oft durchaus jener der Schale entspricht, nur in umgekehrter Ordnung. In einem schematischen solchen Falle

(Fig. 169 a) erscheint um einen inneren „Kern“ zunächst Periostracumsubstanz gelagert, an diese schließt sich eine Prismenschicht, welche außen schließlich von Perlmutterlagen umhüllt wird. Es finden sich aber auch Perlen, welche nur aus Perlmutter allein bestehen, oder aus dieser und Periostracumschichten, oder aus solchen und Prismenlagen oder endlich nur aus Periostracumsubstanz (Fig. 169). Bei *Margaritana*, wo diese „helle Schicht“ TULLBERGS stark entwickelt ist, finden sich auch aus dieser bestehende Perlen. Sie sind stets auf die Mantellinie und die Ansatzstelle des hinteren Schließmuskels beschränkt.

Was nun die Lage der Perlen in der Muschel betrifft, so hat man zwischen freien und festgewachsenen (Schalenperlen) zu unterscheiden. Die ersteren finden sich in den verschiedensten Weichteilen der Tiere, hauptsächlich aber im Mantel (Mantelperlen). Bei *Margaritana* (und wohl auch in allen anderen Fällen) sind es 6 Bezirke, in denen Perlen zur Entwicklung kommen, und es ist sehr bemerkenswert, daß sich danach auch die Zusammensetzung derselben richtet. Es sind dies 1) die Ligamentfalte, 2) der Vorderrand der Mantelplatte, 3) die Mantellinie, 4) der Rand des hinteren Schließmuskels, 5) der Mantelrand und 6) die Muskeln (besonders der hintere Schließmuskel). Die größten Perlen kommen im Mantelrande vor, sie zeigen nach Farbe und Zusammensetzung die größten Verschiedenheiten. Die Farbe hängt von der Natur der Schichten ab, aus denen die Perle besteht und damit indirekt von der Stelle des Mantels, die sie hervorbrachte. Braune bis schwarze (bei *Anodonta* grüne) nur aus Periostracumsubstanz bestehende Perlen finden sich in der Nähe der Mantelfalte, welche die Epicuticula absondert. Ist die Prismenschicht vorwaltend, so liegen solche Perlen in dem prismenbildenden Mantelabschnitt; sie sind dann meist braun oder rötlich und zeigen eine oft sehr regelmäßige Abwechslung breiter Prismen- und schmaler Periostracumschichten (Fig. 169). Rein weiße Perlen bestehen in der Hauptsache aus Perlmutter und werden dementsprechend von dem perlmutterproduzierenden Teil des Mantels gebildet.

Was nun die Frage nach der Ursache der Perlenbildung betrifft, so war lange Zeit die Meinung verbreitet, daß zufällig ins Innere der Muschel gelangte Fremdkörper (Sandkörnchen, Pflanzenpartikel u. a.) den Kern bildeten, um den dann Perlmutterschichten abgelagert würden, und es läßt sich nicht leugnen, daß der mechanische Reiz solcher Körper sehr wohl geeignet erscheint, eine örtliche stärkere Absonderung der betreffenden Epithelzellen zu veranlassen. In Wirklichkeit sind aber derartige Fälle bei natürlich vorkommenden Perlen außerordentlich selten. Im Jahre 1852 machte DE FILLIPPI (56) die Beobachtung, daß Exemplare von *Anodonta cygnea* an einer bestimmten Lokalität große Mengen von Cerkarien des *Distomum duplicatum* enthielten und gleichzeitig auf der inneren Schalenfläche perlartige Konkretionen zeigten. In der jüngsten derselben ließen sich Reste der Parasiten als Kern nachweisen, und er schloß daraus, daß auch die frei im Mantel der Muscheln gefundenen Perlen in gleicher Weise entstanden seien. KÜCHENMEISTER (98) fand bei der Untersuchung von Perlen aus den Perlmuscheln der Elster (*Margaritana*) zweimal als Kern häutige Gebilde, an denen 6 Beine sichtbar waren. Da er im Mantel von in der Nähe lebenden Anodonten zahlreiche Wassermilben (*Atax ypsilophora*) nachweisen konnte, so machte er diese für die Perlenbildung verantwortlich. Die

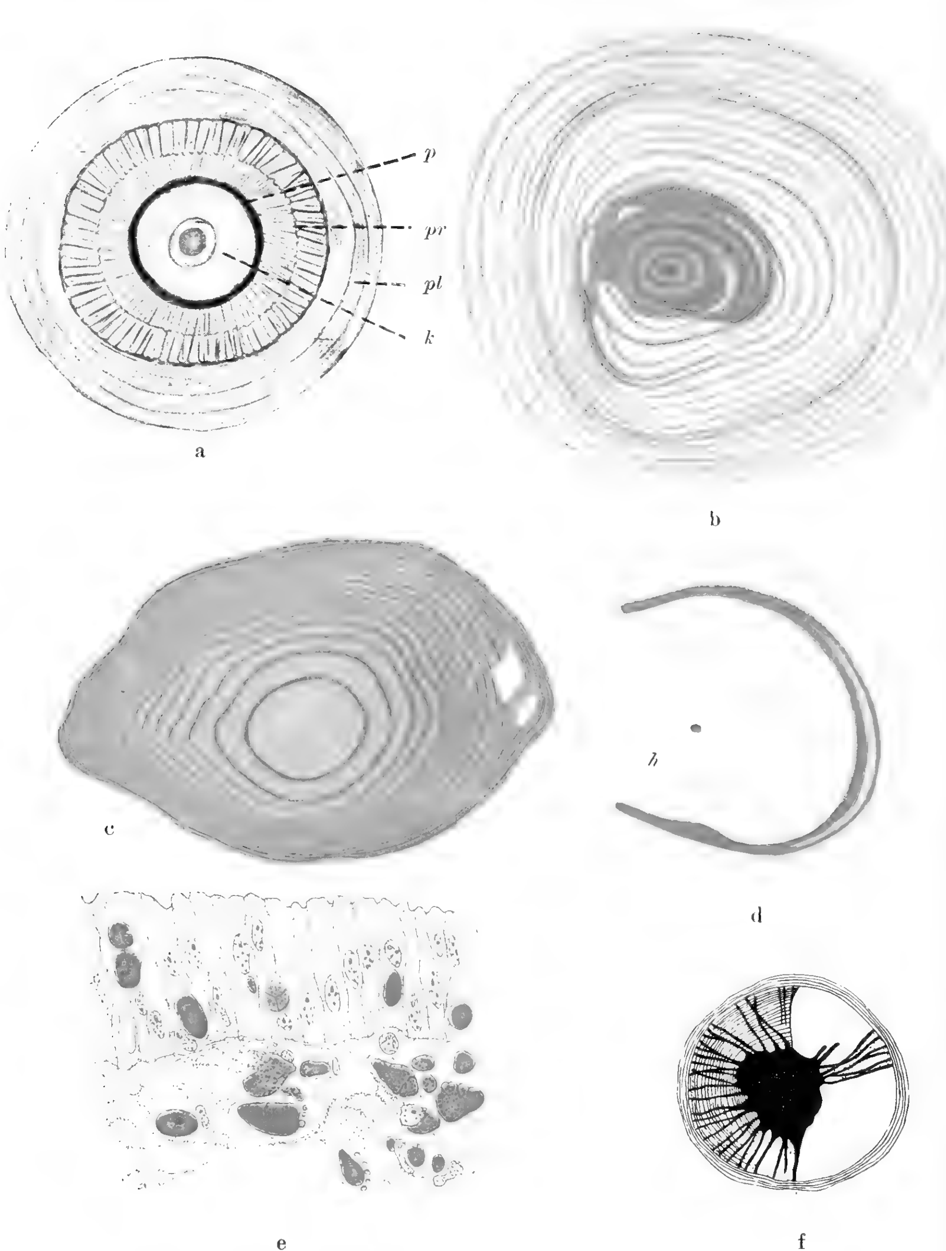


Fig. 169. a Durchschnitt einer Perle (nach Möbius). *k* innerer Kern, *p* Periostracumschicht, *pr* Prismenschicht, *pl* Perlmutterschicht. b Schliff durch eine braune Mantelrandperle. Der mittlere Teil besteht aus Periostracumsubstanz, die Randpartien sind aus Prismenschichten gebildet, zwischen denen dünne Periostracumlamellen liegen. c Schliff durch eine nur aus Periostracumsubstanz bestehende Perle. d Schliff durch eine Mantelperle, die zum größten Teil aus Perlmutterschicht besteht. Eine eingelagerte Periostracumlamelle zeigt Ansätze einer Prismenschicht, bei *h* eine Einlagerung von „heller Schicht". e Schnitt durch das Außenepithel des Mantels und das angrenzende Bindegewebe. Größere und kleinere Partikel gelber (Periostracum ?) Substanz liegen in beiden Geweben verstreut. (Nach Rubbel.)

Muschel umhülle die junge Larve mit einer Cyste, und diese Cyste, welche in der Regel nach einiger Zeit von der Larve durchbrochen werde, stelle nun den Kern der späteren Perle dar. Der Ansicht DE FILIPPIS schloß sich in der Folge auch MÖBIUS an, indem er im Innern der Perlen von *Meleagrina margaritifera* (Seeperlmuschel), entozoenhaltige Kerne nachwies, eine Behauptung, die neuerdings glänzend bestätigt wurde. Im Anfang dieses Jahrhunderts bemerkte RAPHAEL DUBOIS (44) im Innern der Miesmuschel (*Mytilus*) kleine gelbliche Distomeen, an denen er bald einen eigentümlichen Encystierungsvorgang beobachtete. Auf der Oberfläche des Wurmes traten kleine Körnchen von kohlensaurem Kalk auf, die sich vergrößerten und schließlich eine vollständige Hülle um den Wurmkörper bildeten, der bald nur noch als kleiner schwarzer Punkt erschien und endlich ganz verschwand. Der zunehmende Glanz verleiht dem ganzen Gebilde immer mehr das Aussehen einer Perle, die unter Anlagerung neuer Substanzschichten von der Oberfläche her stetig ihren Umfang vergrößert. In diesem eingekapselten Zustand verharrt der Wurm bis zu Anfang Sommer des folgenden Jahres. Dann beginnt die Perle zu zerfallen, sich in eine gelatinöse Masse aufzulösen, der Wurm wird wieder frei und setzt seinen Entwicklungsgang fort. Zuweilen kommt es vor, daß das Distomum im Innern der Perle abstirbt, dann ist für die Perle die Möglichkeit weiteren Wachstums gegeben, ohne daß sie vorher der Zerstörung anheimfällt, dann kann sie sich erst zu dem glänzenden Kleinod entwickeln, das wir bewundern. „La plus belle perle n'est donc, en définitive, que le brillant sarcophage d'un ver“, wie DUBOIS sich ausdrückt (zit. nach MEISENHEIMER, 112). Der vollständige Entwicklungsgang dieses die Perlbildung im gegebenen Falle hervorrufenden Wurmes wurde dann von H. LYSTER JAMESON (85, 86) endgültig festgestellt (vgl. darüber das zit. Sammelreferat von MEISENHEIMER). Die Forschungen über den Ursprung der Perlen bei den Perlmuscheln des Meeres nahm SEURAT (60) wieder auf. Er fand bei *Meleagrina* einen Parasiten auf, den er zuerst für einen Trematoden (Amphistomum) hielt, wogegen GIARD (63) nachwies, daß es sich um die Skolices sehr eigenartiger Bandwürmer handelt, deren Entwicklungsgang später HERDMANN und JAMES HORNELL (75—77) feststellten (vgl. das Referat von MEISENHEIMER). Es darf als völlig sicher gelten, daß auch in diesem Falle der Ursprung der Perlen ein parasitärer ist. Dagegen bildet die Flußperlmuschel (*Margaritana*) eine bemerkenswerte Ausnahme. Außer KÜCHENMEISTER (l. c.) stimmen alle Autoren darin überein, daß in dieser Muschel keine Schmarotzer vorkommen, die zu dem wertvollen Produkt dieses Tieres in Beziehung gebracht werden könnten. Was hier den „Kern“ der Perlen bildet, wurde schon von v. HESSLING (l. c.) richtig erkannt. Er führt die Perlenbildung bei der Flußmuschel auf zwei Ursachen zurück, eine äußere und eine innere. In ersterer Beziehung käme das Eindringen von kleinen Fremdkörpern in Betracht, als innere Ursache dagegen die Abscheidung des nicht zur Oberhautbildung der Schale verbrauchten Schalenstoffes in Form von Körnchen im Mantel. Bei der Untersuchung an Schnittserien von etwa 1600 *Margaritana*-Perlen fand RUBBEL als Kern „mehr oder minder große Partikel einer gelben bis gelbbraunen Substanz, die ihrem Aussehen nach dem Periostracum

der Schale sehr ähnlich ist“ und, wie schon erwähnt, in allen Teilen des Mantels vorkommt.

Indem wir uns nun dem eigentlichen Sekretionsprozeß der Perlensubstanzen zuwenden, erscheint es nötig, die Beziehungen der Perlen zu dem Weichkörper einer genaueren Betrachtung zu unterwerfen. Gehen wir von den „Mantelperlen“ aus, so erscheint jede in das Bindegewebe eingesenkt, umschlossen von einem mit Epithel ausgekleideten Säckchen, dem „Perlensack“, der schon v. Hessling bekannt war und das eigentliche Sekretionsorgan darstellt. Seine Auffassung von dem Vorgang der Absonderung ist außerordentlich charakteristisch und man möchte sagen prospektiv: „Dieser Vorgang, sagt er, geschieht immer durch die Vermittlung von Zellen. Jeder Sack, in welchem eine Perle liegt, ist mit einer einfachen Lage von Epithelzellen ausgekleidet, gleichviel, welchem Teile der drei Schalenschichten die Umhüllung des Perlenkernes angehört. Ist derselbe . . . innerhalb des Mantelparenchyms gelegen, so entsteht die Auskleidung des Sackes wahrscheinlich durch eine Wucherung der äußeren Epithelzellen in sein Inneres, nachdem zuvor ein Teilungsprozeß der letzteren eingeleitet war.“ Erst in neuester Zeit ist diese Auffassung von Rubbel (l. c.) sicher begründet worden, nachdem sie vorher des öfteren bestritten worden war. So stellte Jameson (l. c.) die Theorie auf, daß das Epithel der Perlenblase vollständig unabhängig von dem ektodermalen Mantelepithel entstehe, daß es vielmehr infolge des von dem eingedrungenen Parasiten ausgehenden Reizes aus den Bindegewebszellen des Mantels hervorgehe; ein Zusammenhang mit dem äußeren Epithel soll erst sekundär durch den Druck der wachsenden Perle herbeigeführt werden. Nach Giard (l. c.) sollen Epithelzellen beim Eindringen der Parasiten in das Bindegewebe mitgerissen werden, sich hier vermehren und so die Wand der Cyste bilden. Er stellt diesen Vorgang in Parallele mit gewissen pathologischen Prozessen im Körper der Warmblüter, charakterisiert durch die Verlagerung von Epithelzellen in Bindegewebe und nachfolgender intensiver Vermehrung derselben. Einen großen Fortschritt bedeutete die Arbeit von Boutan (16), der (für *Mytilus*) die Lehre v. Hesslings wieder zur Geltung brachte. Er fand, daß die meisten Perlen in einer Höhle entstehen, die sich zwischen Mantel und Schale bildet, in der man meist schon mit bloßem Auge gelbe Pünktchen, die in die Muschel eingedrungenen Parasiten, bemerkt. An der betreffenden Stelle werden dann die Zellen sehr bald höher als an den übrigen Teilen des Mantels. Die von diesem Epithel in gesteigerter Weise abgesonderten Stoffe stellen nichts weiter dar, als eben die Perle. Der ganze Vorgang ist daher als ein Abwehrmittel des Körpers aufzufassen. Die Umschließung des Schmarotzers mit Kalkmasse sucht die Muschel dadurch zu erreichen, daß sie ihn in möglichst großer Ausdehnung mit Epithel umgibt. Es entsteht daher an der Stelle, wo sich der Eindringling niedergelassen hat, eine Einsenkung des äußeren Mantelepithels, im gewöhnlichen morphologischen Sinne eine „Drüse“.

Diese Kryptenbildung kann schließlich bis zur vollständigen Abschnürung eines kugeligen Drüsensäckchens, eben des Perlsackes, führen (Fig. 170 und 171), in dem als Sekretionsprodukt die Perle eingeschlossen liegt. In ganz ähnlicher Weise vollzieht sich die Bildung des Perlsackes nach Rubbel auch bei *Margaritana* (Fig. 172),

nur daß hier den Ausgangspunkt eine der gelben Schollen bildet, welche im Epithel liegen. Es entsteht also zunächst ein kleines Perlchen innerhalb des letzteren, welches an dieser Stelle eine blasenförmige Auftreibung erfahren hat. Durch einen Spaltungsprozeß im Epithel kommt dann die Einstülpung zustande.

Solange die Ansicht herrschend war, daß jede einzelne Schalenschicht von einem besonderen Bezirk des Mantelepithels und nur von diesem gebildet werde, bot das allmähliche Heranwachsen von Perlen, die aus abwechselnd verschiedenen Schichten bestehen, große Schwierigkeiten, die schon MÖBIUS (116) empfunden hat, denn er stellte die Behauptung auf, die Perle müsse im Mantel wandern, damit jeder der drei Mantelbezirke sein spezifisches Sekretionsprodukt an dieselbe anlagere. „Vom Saume erhält sie die Epidermisschicht, von dem an diesen grenzenden Teile die Säulenschicht und von der inneren Mantelplatte die Perlmutterschicht. Wird eine ursprünglich im Saume angelegte Perle durch die Mantelbewegungen oder andere Ursachen in die säulen- und dann in die perlmutterabsondernde Abteilung geschafft, so erhält sie nacheinander alle drei Schichten, bleibt sie hingegen an ihrer primären Bildungsstätte, so besteht sie nur aus einem Schichtensystem.“ „Der Bau der Perle ist, wie sich PAGENSTECHER ausdrückt, ihr Wanderbuch.“ Schon v. HESSLING hat auf das Unwahrscheinliche einer ausgiebigen Verschiebung der Perlen aufmerksam gemacht und hält die Ortsveränderungen, die er nicht ganz leugnet, für beschränkt auf ihre allernächste Umgebung, „wenn sie von der Grenze der einen absondernden Gegend in die andere übertritt, so z. B. von derjenigen, welche Perlmutter- in diejenige, welche Prismenschichten ausscheidet und umgekehrt.“ Wird die Wanderungstheorie schon durch den gar nicht seltenen mehrmaligen Schichtenwechsel innerhalb einer und derselben

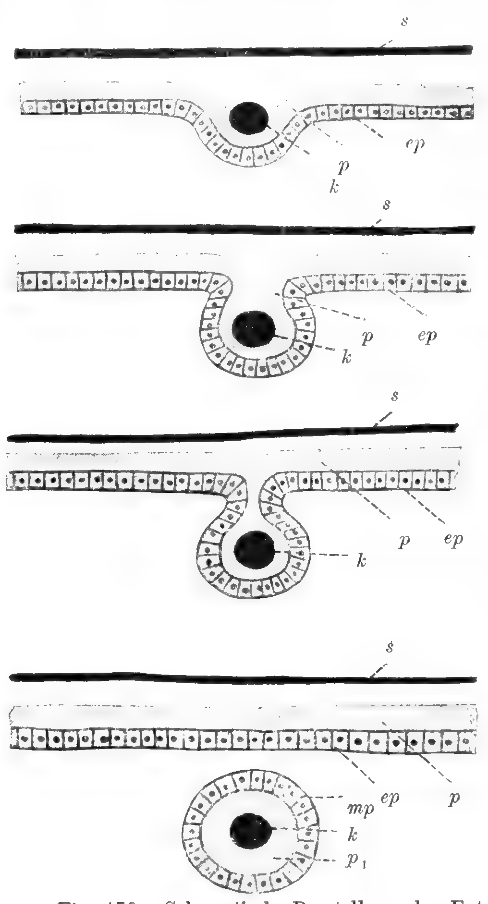


Fig. 170. Schematische Darstellung der Entstehung einer Perle (nach BOUTAN). *ep* äußeres Epithel, *k* Fremdkörper, *mp* Matrixepithel der Perle, *p* Perlmutterschicht, p_1 Perlmutterschicht der Perle, *s* Schale.

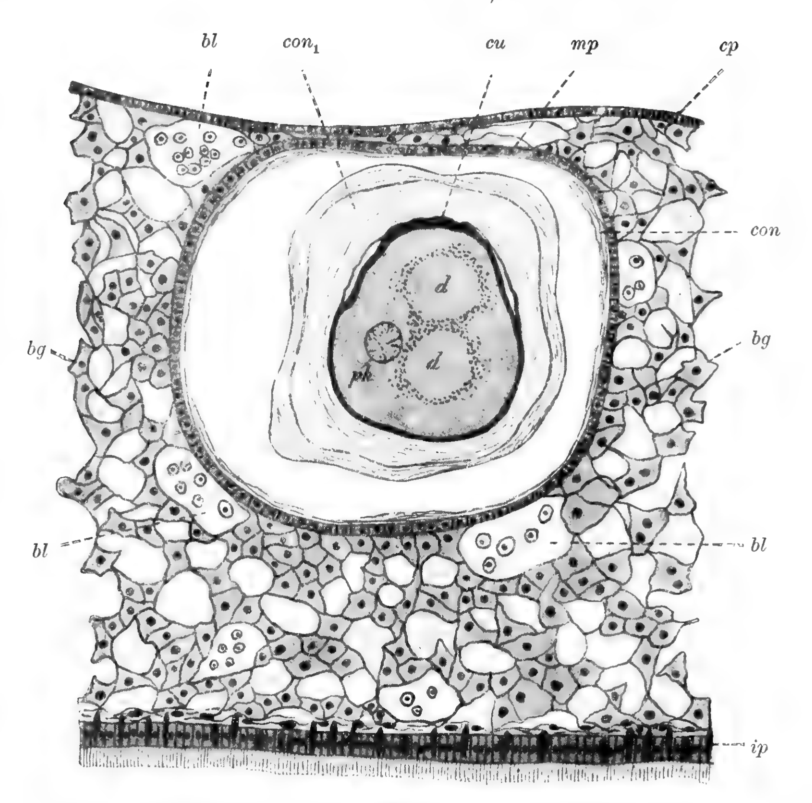


Fig. 171. Schnitt durch eine entkalkte Perle in ihrer natürlichen Lage im Mantel von *Mytilus*. (Etwas ergänzt! nach Jameson.) *bg* Bindegewebe, *bl* Blutgefäß, *con* Conchiolin der Perle, *cu* Cuticula des Parasiten, *d* Darm des Parasiten, *ep* äußeres Epithel der Kiemenlamelle, *ip* inneres Epithel der Kiemenlamelle, *mp* Matrixepithel der Perle, einen abgeschlossenen Sack bildend, *ph* Pharynx des Parasiten.

Perle äußerst unwahrscheinlich gemacht, so erscheint sie durch den Nacnweis eines „Perlensackes“ so gut wie ausgeschlossen.

Da nun durch diesen eine gewisse Partie des äußeren Mantelepithels sozusagen isoliert wird und da andererseits die Perle, wie immer sie auch zusammengesetzt sein mag, ausschließlich von den das Säckchen auskleidenden Zellen gebildet wird, so ist klar, daß diese letzteren imstande sein müssen, sämtliche Schalenschichten nacheinander zu produzieren. Carl (32) drückte diese Folgerung bereits in sehr klaren Sätzen aus: „Wenn wir uns eine Perle denken, welche nach dem Möbiusschen Schema das Periostracum, die Prismenschicht und Perlmutterschicht rund um den Kern angeordnet umfaßt, so müßte man logischerweise daraus folgern, daß das diese Perle hervorbringende Epithel, da es eben nur aus einer einzigen Zellage besteht, auch drei verschiedene biologische Funktionen besäße, die aufeinander folgend dann in die Erscheinung treten, wenn eine neue Schicht abgesondert wird. Oder anders ausgedrückt: das, was von den drei Epithelbezirken des Mantels gleichzeitig, doch räumlich getrennt, hervorgebracht wird (d. i. die Schale), entsteht bei der Perle auf dem gleichen Wege in drei zeitlich hintereinander gelegenen Perioden.“ Dennoch lehnte Carl diese

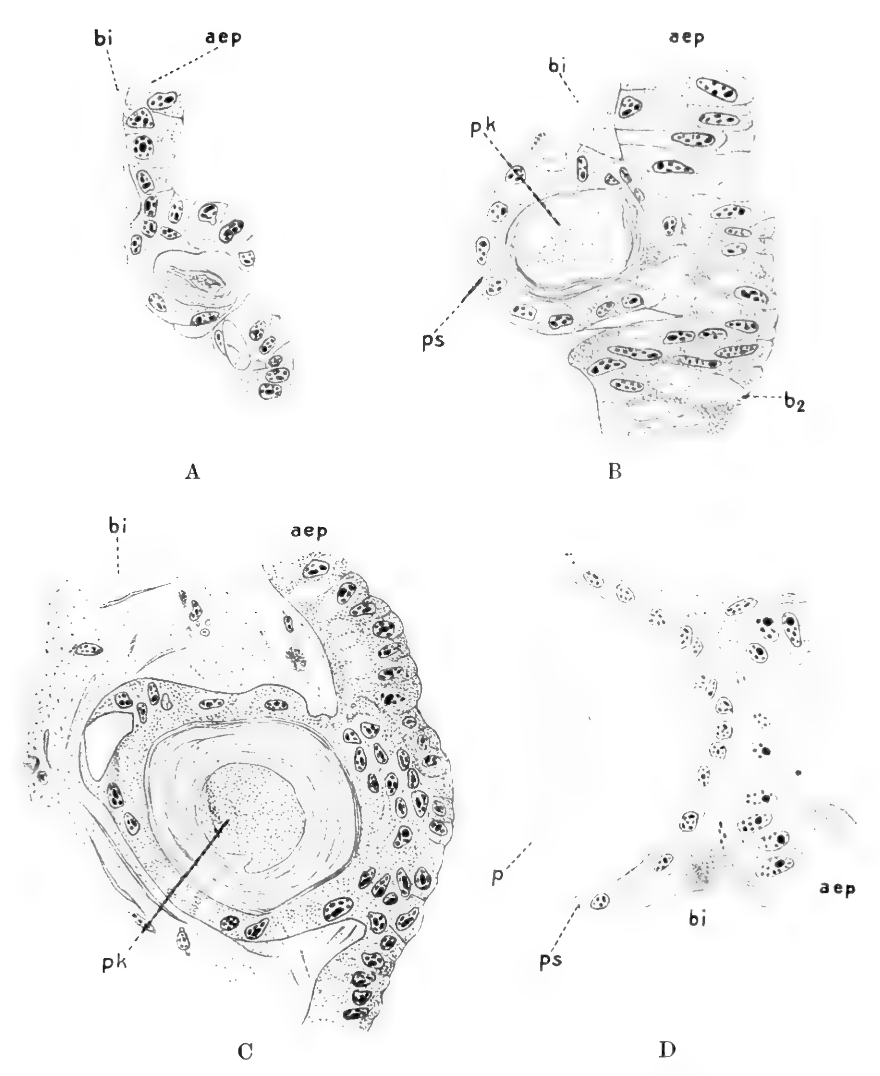


Fig. 172. *Margaritana.* A Bildung einer kleinen Perle im Außenepithel. B Ausstülpung des Perlensackes in das Bindegewebe. C Beginnende Abschnürung des Perlensackes. D Perlensack und Außenepithel nach vollzogener Trennung. *aep* Außenepithel, *bi* Bindegewebe, *ps* Perlensack, *pk* Perlenkern, *bz* Becherzellen, *p* Perle. (Nach RUBBEL.)

„logische Folgerung" ab, denn „es hält schwer zu glauben, daß die beschriebene dreifache Schichtenfolge der Perle immer demselben einfachen Kranz von Epithelzellen ihren Ursprung verdanke". Auch DUBOIS (44—49) ist der Ansicht, daß das hier in Betracht kommende Epithel nicht zu gleicher Zeit Zimmermann und Maurer sein, d. h. daß das Gerüstwerk (Conchiolin) und der niedergeschlagene (auskristallisierte) Kalk unmöglich das Produkt derselben Zelle darstellen könne. Er glaubt granulierte Wanderzellen, welche er in den von den Epithelzellen der Perlenmatrix gebildeten Lücken antraf („ge-

fenstertes Epithel") als die kalkabsondernden Elemente betrachten zu dürfen, während die Epithelzellen selbst das Conchiolin durch ihre Lebenstätigkeit hervorbringen (zit. nach Carl). Er hätte sich aber nur der Bildungsgeschichte der Chitonen-Stacheln zu erinnern brauchen, um zu sehen, daß hier das für unmöglich Gehaltene wirklich von einer einzigen Zelle genau so geleistet wird wie vom Mantelepithel der Muscheln. Der Vorgang ist an sich nicht wunderbarer als etwa die Bildung eines ebenfalls geschichteten aus Kalk und organischer Substanz bestehenden Foraminiferengehäuses oder einer aus chemisch und physikalisch verschiedenen Schichten aufgebauten Pflanzenzellmembran. Es lehrt eben die Erfahrung, daß ein Funktionswechsel absondernder Zellen tatsächlich vorkommt.

Wie Rubbel (l. c.) gezeigt hat, ist ein Perlsack sogar befähigt, in seinen einzelnen Teilen zu gleicher Zeit verschiedene Schichtarten zu sezernieren. So finden sich Perlen, welche in der Hauptsache aus Periostracum und Prismenschichten bestehend, an einer Stelle der Peripherie ganz unvermittelt eine Einsprengung von Perlmutter zeigen, oder es liegt ein kurzer Periostracumstreifen eingeschlossen zwischen Perlmutterschichten. Auf der anderen Seite sind allerdings Fälle bekannt, wo einheitlich zusammengesetzte Perlen an Stellen gefunden werden, wo die entsprechende Schichtart vom Außenepithel des Mantels für gewöhnlich sezerniert wird. „Es liegen Periostracumperlen an der äußeren Mantelfalte, Prismenschichtperlen in den Randbezirken des Mantels und Perlen aus ‚heller Schicht' an der Mantellinie. Diese Bildungen erklären sich durch die genetischen Beziehungen ihrer Perlsäcke zu dem benachbarten Außenepithel des Mantels, dessen Sekretionstendenz, wenn man so sagen darf, sie noch einige Zeit behalten." (Rubbel.)

Daß nicht alle Zellen des Sackes zu gegebener Zeit in völlig gleichem Tätigkeitszustande sich befinden, ergibt sich aus dem schon von Möbius hervorgehobenen Umstande, „daß die Perle nicht durch ganze Kugelschalen, sondern durch Auflagerung kleiner Abteilungen wächst. Nur selten begegnet man Schichten, die fast rund herumlaufen und durch ihre gleichmäßige dunklere Farbe ihre gleichzeitige Bildung bekunden".

Es wäre nun von allergrößtem Interesse, Näheres über die mit dem Sekretionsprozesse Hand in Hand gehenden Veränderungen der Zellen und ihrer Kerne zu erfahren, vor allem käme auch die Frage in Betracht, ob sich etwa Differenzen bei der Abscheidung der verschiedenen Schichtenarten feststellen lassen. Leider liegen genauere Untersuchungen hierüber weder bei der Perlenbildung noch bei der Schalenregeneration bis jetzt vor.

Rubbel beobachtete da, wo Perle und Perlensack sich dicht berühren, was nicht immer allseitig geschieht (Fig. 173), besondere Veränderungen. „Der Perlsack ist in diesen Partien in der Regel viel dünner als im normalen Zustande; es lassen sich hier bedeutend weniger Zellkerne erkennen als in den angrenzenden Teilen und die Kerne sind meist sehr dunkel tingiert. Die Perle weist an der Berührungsstelle einen zarten Saum auf, der bei Hämatoxylin-Eosin-Färbung rot und bei Säurefuchsinfärbung gelb erscheint, während die anderen (entkalkten) Perlmutterlamellen stets dunkelblau gefärbt sind." Daß man es hier mit einem Sekretionsstadium zu tun hat, dürfte kaum zweifelhaft sein. Wie die beistehende Fig. 173 b zeigt, ist die

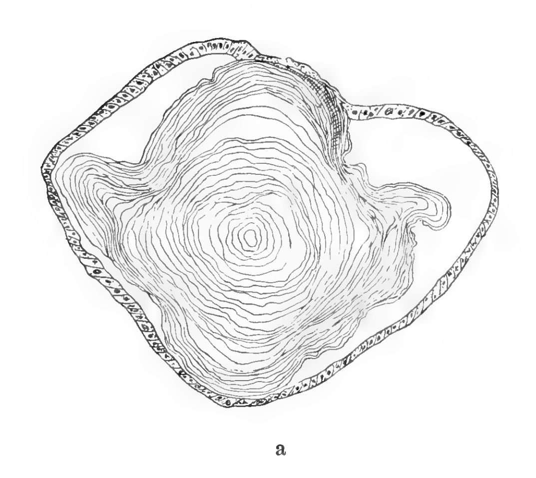




Fig. 173. a *Margaritana.* Perle mit teilweise sezernierendem Perlsack. b Zellenveränderungen im Epithel einer in Sekretion begriffenen Perlensackes. (Nach RUBBEL.)

Verschiedenheit der Zellen an solchen Stellen sehr augenfällig. Der Perlsack, der im unteren Teil der Zeichnung in normalem Zustande ist, wird im mittleren und oberen Teil bis fast auf $^1/_3$ seiner ursprünglichen Dicke reduziert. Die Zellgrenzen verschwinden und das Epithel nimmt eine etwas dunklere Färbung an. Der mit dem Sack in Berührung befindliche Randsaum der Perle zeigt eine zarte Längs- und Querstreifung. „Erstere wird um so dichter, je weiter man sich vom Perlsack entfernt und geht augenscheinlich in die Lamellen der Perle über. Der Randsaum gibt an mehreren Stellen Seitenzweige ab, von denen sich wieder kleinere Zweige oder auch einzelne Lamellen abspalten.“ (RUBBEL.) Die starke Reduzierung des Perlsackes an solchen Stellen bringt RUBBEL mit Abgabe des Sekretes in Zusammenhang. Man erinnert sich, wenn man die erwähnte Figur betrachtet, sofort an das Bild, welches TULLBERG vom Epithel der inneren Manteltasche von *Mytilus* gegeben und so gedeutet hat, daß das Periostracum durch Metamorphose der Zellsubstanz selbst entstehe. Obschon nun die Epithelzellen des Perlsackes bei *Margaritana* oft bis zum anscheinend völligen Verschwinden reduziert werden, so daß die Perlen dann in Höhlungen des Bindegewebes liegen, deren Rand nur durch einige langgestreckte Kerne ausgezeichnet ist, so kann es sich doch nicht um ein völliges Aufgehen der Zellen in das Sekret im Sinne einer Metamorphose des Plasmas handeln, sondern man sieht sich, da gerade solche (meist aus „heller Schicht“ bestehende kleine) Perlen später noch weiterwachsen, zu der Annahme gezwungen, daß aus den spärlichen Resten solcher „erschöpfter“ Epithelien sich wieder neue leistungsfähige Zellen regenerieren können. Doch sind weitere Untersuchungen hier dringend erforderlich.

Anhang.

Für die Theorie der Schalenbildung und speziell der Prismenentwicklung bei den Muscheln ist es nun von größtem Interesse zur Vergleichung ein Objekt heranzuziehen, welches hinsichtlich seiner Struktur und Zusammensetzung die auffallendsten Analogien zeigt, dessen Entstehung aber in sehr wesentlichen Punkten verschieden ist. Es handelt sich um die

1. Kalkschale der Vogel- und Reptilieneier,

welche, wie auch die Eiweißhüllen, der fertigen Dotterkugel erst während des Durchganges durch den Eileiter aufgelagert wird. Sie entsteht hier durch Absonderung seitens gewisser Drüsen der Schleimhaut, deren Sekret zunächst in flüssiger Form an die Oberfläche gelangt und, sofern es später eine Struktur zeigt, dieselbe offenbar ganz unabhängig von den in der Tiefe liegenden Zellen erhalten haben muß. Daß diese Struktur im gegebenen Falle nur auf der Ausscheidung von kohlensaurem resp. phosphorsaurem Kalk in einer kolloïdalen Lösung beruhen kann und daß dieser Vorgang hier in allen seinen Phasen einem etwaigen Einfluß lebender Zellen gänzlich entzogen ist, ergibt sich ohne weiteres aus den anatomischen Verhältnissen. Diese müssen wir daher auch zunächst etwas näher ins Auge fassen. Der Eileiter (Legedarm) ist ein langer in drei Schleifen gewundener Schlauch, der sich in die Kloake öffnet und etwa in der Mitte der dritten Schleife als „Uterus“ erweitert erscheint. Hier wird die harte Eischale und etwaiges Pigment abgesondert. Die Wandungen des Eileiters bestehen aus vier Schichten, dem äußeren Ueberzug des Bauchfelles, einer an Längsfasern reichen Muskelhaut, der besonders zur Brunstzeit außerordentlich stark vaskularisierten Submucosa und schließlich der drüsenreichen Schleimhaut, die auf der Innenseite mit geschlängelten Längsfalten versehen ist, auf welchen sich die Drüsen öffnen. Die Wandung des aktiven Uterus, in welchem das Ei 12—20 Stunden verweilt, ist sehr stark verdickt und besteht zu etwa $^2/_3$ der Dicke aus Drüsen, deren feinerer Bau leider, soweit ich habe finden können, noch kaum erforscht ist.

Die Erzeugung kalkiger Eihüllen ist bekanntlich keineswegs auf die Vögel beschränkt, sondern findet sich ebenso auch bei den stammverwandten Reptilien, sowie bei manchen Wirbellosen (namentlich Landschnecken). Der Bildungsmodus (Abscheidung eines kalkhaltigen Sekretes durch Drüsen) ist aber in allen Fällen der gleiche. Da jedoch die Strukturverhältnisse sich in den letzterwähnten Fällen viel einfacher gestalten, so mag es gestattet sein, zunächst diese kurz zu besprechen. Am klarsten tritt die kristallinische Ausscheidung von Calciumkarbonat bei den Eischalen der meisten Landpulmonaten hervor, die innerhalb einer organischen Grundsubstanz massenhaft einzelne oder zu kleineren und größeren Drusen vereinigte, regelmäßig ausgebildete Rhomboëder enthalten.

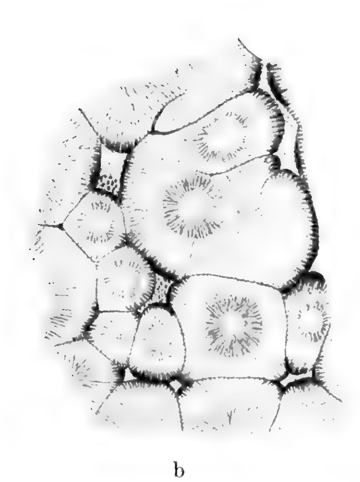
Schon Turpin (171 a) beschrieb die Eierschalen von *Helix aspera* und *hortensis* und gibt an, daß durch Druck Rhomboëder erhalten werden. Nach Rose (148) soll sich bei *H. pomatia* eine Gruppierung von Kalkspat-Rhomboëdern finden, derart, daß sie alle mit ihren Hauptachsen senkrecht zur Oberfläche stehen. Innerhalb der

diese Rhomboëder enthaltenden Schicht befindet sich „eine dünne, weiße Haut, welche einzelne Kristalle von Kalkspat enthält, die aber in der Regel undeutlich und unvollkommen sind“. Nach A. KELLY (91) enthalten die „Kristallkörner“ der Eierschale von *Helix* keine organische Substanz. Ein entkalkter Schliff „zeigt innen und außen eine strukturlose Membran und dazwischen ein Netzwerk von weniger dichtem Gewebe mit leeren Räumen, in denen die Körnchen lagen“. Die Innenfläche der Eischalen von *Bulimus oblongus* zeigt weißliche Flecken, von denen jeder aus strahlig gruppierten Kristallkörnchen besteht, „die nicht nadelförmig, sondern von einiger Dicke, sogar Rhomboëder sind“ (KELLY). Zwischen gekreuzten Nicols zeigen sie ein unregelmäßiges Kreuz. An Radialschliffen erkennt man, daß es sich um unregelmäßige, locker aneinander gelagerte Prismen handelt.

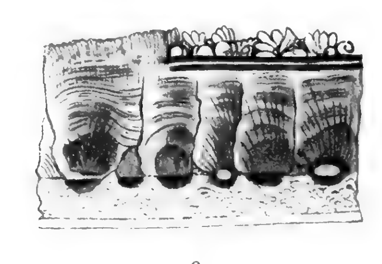
Bei Reptilieneiern scheinen Kalkausscheidungen in Form von Sphäriten die Regel zu bilden (Fig. 174). Nach AGASSIZ enthält die kalkhaltige Schale des Schildkröteneies „dicht aneinanderliegende Kügelchen von kohlensaurem Kalk, von denen jedes aus konzentrischen Lagen säulenförmiger Kristalle besteht“. An Querschliffen überzeugte



a



b



c

Fig. 174. a Schildkröteneischale. (Spec.?) Radialschliff. b Tangentialschliff durch die äußeren Schichten der „Buckel“. c Schlangenei. Radialschliff durch Kalkschale und Faserhaut. (Nach v. NATHUSIUS.)

sich NATHUSIUS, daß jene „Kügelchen“ etwas über die Oberfläche vorragen, so daß „sehr charakteristische, dicht gedrängte Buckel statt einer zusammenhängenden Schale die Faserhaut bekleiden“. Betrachtet man einen Flächenschliff durch die Basis der Buckel, so zeigen sich überaus deutlich konzentrische Schichten um einen durchsichtigen schwach lichtbrechenden Kern, während ein Schliff durch die äußeren Schichten der Buckel (Fig. 174 b) ihre Zusammensetzung aus radiär um

ein Zentrum gruppierten nadelförmigen Gebilden erkennen läßt. Daß es sich hier um ganz typische sphäritische Bildungen handelt, lehrt der erste Blick, und es kann zurzeit dem von Nathusius dagegen erhobenen Einwand, daß nach Behandlung mit Chromsäure die zartesten Einzelheiten der Struktur erhalten bleiben, keinerlei Bedeutung beigemessen werden, da dies ja ganz allgemein für Calcosphäriten gilt, die sich aus einer eiweißhaltigen Lösung abscheiden. Leider hat Nathusius über das optische Verhalten der betreffenden Gebilde keinerlei Angaben gemacht. Nach A. Kelly (l. c.) zeigen die aus Nädelchen zusammengesetzten Kristallsphäroide, deren Durchmesser etwa 0,17 mm beträgt, ein sehr schönes Kreuz. Um den Mittelpunkt jeder Sphäre bilden Körnchen von Calciumphosphat ($Ca_3(PO_4)_2$) konzentrische Ringe. Außerordentlich deutlich tritt der sphäritische Charakter auch bei Schlangeneiern hervor. Hier wachsen die Kalkgebilde zu langen zitzenförmigen Gebilden („Mamillen") heran, die eng aneinander geschlossen nicht nur eine deutliche Querschichtung, sondern (im Querschliff) auch eine deutliche, von der (nach innen gekehrten) Spitze nach der Basis etwas divergierende Längsfaserung erkennen lassen, wie sie für viele Muschelprismen so charakteristisch ist (Fig. 174c). An einem Tangentialschliff durch die tieferen Schichten der Mamillen erkennt man neben den großen strahlig gebauten Sphäriten auch noch zahlreiche kleine, die bei stärkerer Vergrößerung deutlich geschichtet sind. Denselben Gebilden begegnen wir nun auch in der innersten Lage der Vogeleierschalen („Mamillenschicht" nach Nathusius), wo sie Nathusius zuerst beschrieb. Seine sehr ausgedehnten Untersuchungen, die sich aber leider nur auf die fertige Schale beziehen und durch seine theoretische Voreingenommenheit sehr beeinträchtigt werden, bilden noch heute die Grundlage unserer Kenntnisse auf diesem gerade in physiologischer Hinsicht noch vielversprechenden Gebiete, dessen weiterer Bearbeitung man mit größtem Interesse entgegensehen darf.

Ihm gelang es zuerst, die Schwierigkeiten zu überwinden, welche der Anfertigung von Dünnschliffen der so gebrechlichen Schalen entgegenstehen, indem er die zu schleifenden Stückchen, zu mehreren übereinander gelagert, zunächst mit Terpentinöl durchtränkte, dann in Kanadabalsam einbettete und nach völligem Erhärten der umschließenden Masse schliff. Untersucht man einen in dieser Weise hergestellten radialen Durchschnitt (Querschliff) eines Straußeneies, so erhält man ein Bild, wie es Fig. 175 zeigt. Eine durchsichtige oder nur schwach getrübte Grundsubstanz erscheint durchzogen von undurchsichtigen Schichten, die der Oberfläche parallel verlaufen und aus unmeßbar kleinen Körnchen (von $Ca_3(PO_4)_2$) bestehen. Bei den Eiern von Möven und Alken sind sie größer und zeigen sich auf feinen Tangentialschliffen als rundliche, stark lichtbrechende Gebilde bis zu 1,9 μ Durchmesser. Gegen ihre innere Fläche zu wächst die Schale in eine große Zahl eigentümlich gebauter Fortsätze (Mamillen) aus, die sich mit knopfartigen Enden in die die Kalkschale begrenzende „Faserhaut" einsenken, ein Gebilde, auf dessen merkwürdige Struktur später zurückzukommen sein wird. Vielfach erscheinen die Mamillen verzweigt und es endet dann jede innen mit mehreren Knöpfchen. Die Zwischenräume der Mamillen bilden ein zusammenhängendes System von Hohlräumen, das nach innen mit der lufterfüllten Faserhaut, nach außen mit den Porenkanälen der Schale kommuniziert. Es ist bemerkenswert, daß die undurchsichtigen Schichten, die auch die Mamillen durchziehen und sie zierlich quergestreift erscheinen lassen, so angeordnet sind, daß die Querstreifen auch da, wo die Mamillen durch Zwischenräume

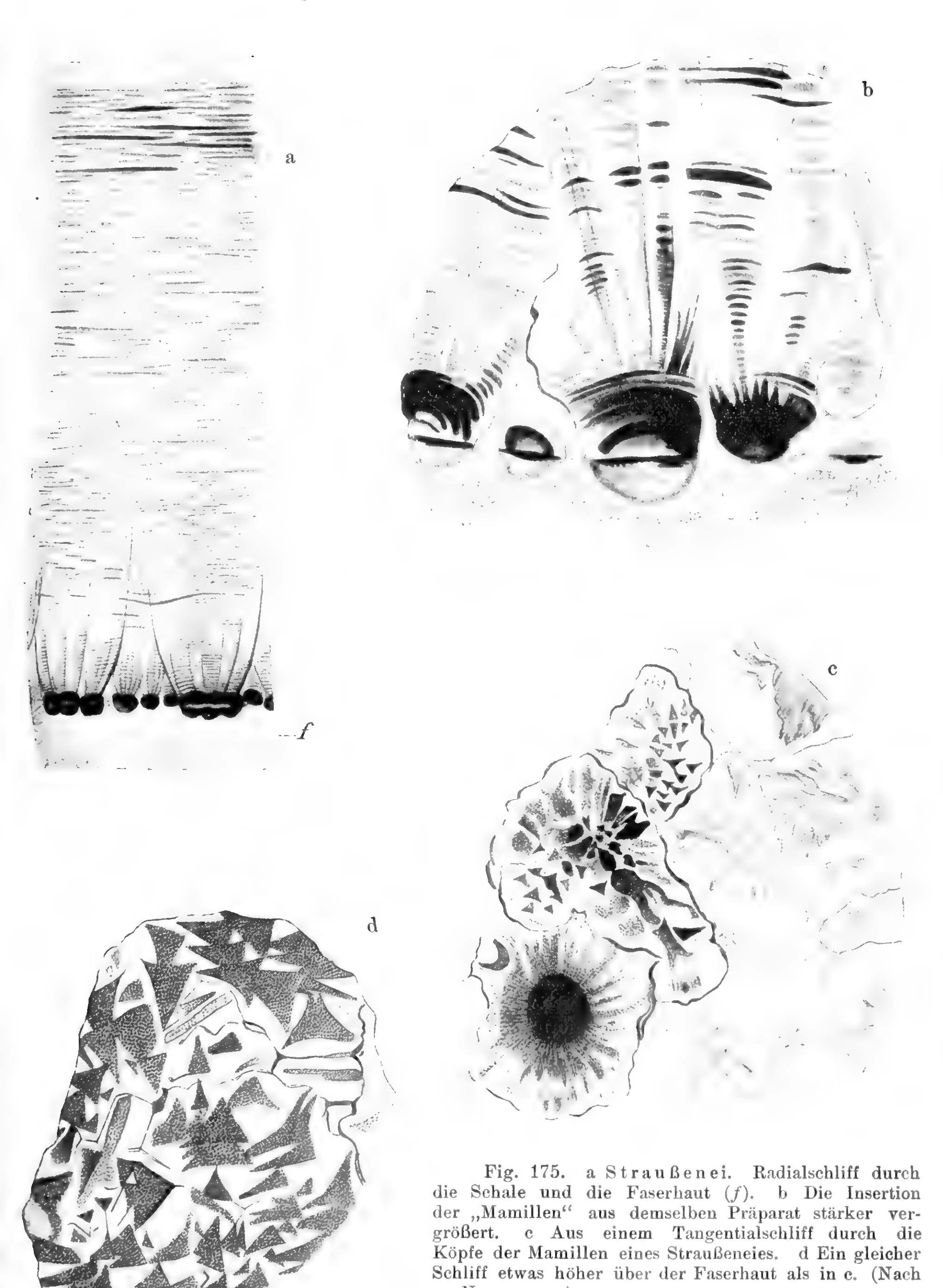


Fig. 175. a Straußenei. Radialschliff durch die Schale und die Faserhaut (*f*). b Die Insertion der „Mamillen“ aus demselben Präparat stärker vergrößert. c Aus einem Tangentialschliff durch die Köpfe der Mamillen eines Straußeneies. d Ein gleicher Schliff etwas höher über der Faserhaut als in c. (Nach v. NATHUSIUS.)

getrennt sind, noch vollkommen korrespondieren, genau wie in benachbarten Elementen der Prismenschicht bei Muschelschalen. Bei stärkerer Vergrößerung läßt sich an geeigneten Präparaten erkennen, daß die Mamillen in verschiedene Säulen gegliedert sind, von denen ein Teil nur aus durchsichtiger Grundsubstanz ohne eingelagerte dunkle Schichten besteht, aber auch dann zeigt sich überall die Korrespondenz der Querstreifung. An besonders gelungenen Querschliffen der Schale erkennt man, daß jedes Endknöpfchen in der Ebene der Faserhaut durch eine dunkle Schicht in eine innere und äußere Hälfte geteilt wird. Agnes Kelly (l. c.) spricht ohne weiteres von „Prismen“, deren innere Enden den „Mamillen“ entsprechen und die sie namentlich in der Außenschicht von *Emu*-Eiern sehr regelmäßig entwickelt fand.

Tangentialschliffe, welche die obere (äußere) Hälfte der Mamillenknöpfchen quer durchschnitten zeigen, lassen erkennen, daß dieselben von konzentrischen undurchsichtigen Schichten durchzogen sind. In einem etwas höheren Niveau erscheint das Zentrum der Mamille ganz dunkel, während radiäre dunkle Streifen nach der Peripherie ausstrahlen (Fig. 175 c). Noch höher oben löst sich der dunkle Kern in mehr oder weniger regelmäßige dreieckige Stücke auf, die durch helle Substanz getrennt sind (Fig. 175 d). In der Gegend, wo die Mamillen miteinander zu verschmelzen beginnen, vergrößern sich diese noch ziemlich rätselhaften dunklen Dreiecksfiguren und verschmelzen ihrerseits zu einer gleichmäßigen dunkeln Fläche. Nach Miß Kelly handelt es sich um Einschlüsse von Calciumphosphat in Form kleiner Körnchen, welche als dreieckige Säule in der Achse der aus durchsichtigem $CaCO_3$ bestehenden „Prismen“ liegen. „Eine zulässige Erklärung“ findet sie darin, daß in den ersten Stadien der Schalenbildung viel Phosphat ausgeschieden wird; daher enthalten die anfänglich entstandenen Kristalle viel Phosphat, aber sie sind entweder schon von vornherein untereinander nicht zusammenhängend oder sie wurden erst während des Wachstumsprozesses auseinandergerückt. Später wird weniger Phosphat ausgeschieden und es erfolgt eine parallele Verwachsung, um eine dichte Schale zu bilden, durch Anlagerung reinen Kalkspats um den mit Einsprenglingen erfüllten. In der mittleren Schicht der Straußeneierschale erscheinen die im tangentialen Schliff hervortretenden, undurchsichtigen Dreiecke nach Entkalkung durch Säuren als opake Stellen, an denen die organische Grundsubstanz reichlicher angehäuft ist. Daß sich in gewissen Schichten der Schale an tangentialen Flächenschliffen die undurchsichtigen, körnigen Einlagerungen als dreieckige oder aus Dreiecken kombinierte Flächen darstellen, ist, abgesehen von den Struthioniden, auch bei den Eiern der Lamellirostres (Schwan, Gans, Ente), ebenso bei Möven- und Hühnereiern zu konstatieren. Jenseits der Zone der Mamillen (etwa 1,67 mm unter der Oberfläche) zeigt ein Tangentialschliff der Schale, abgesehen von den Porenkanälchen, nur eine durch dunkle körnige Ablagerungen ziemlich gleichförmig marmorierte Fläche.

Das Oberhäutchen der Schale differenziert sich beim Straußenei ziemlich deutlich. Es überzieht das Ei mit einer glänzenden gelblichen glasurartigen Schicht von großer Härte. Im Querschliff erscheint es als eine 30 μ dicke, durchsichtige Lage, die eine deutliche horizontale Schichtung besitzt.

Eine ganz analoge Struktur weisen auch die Schalen der Rieseneier von *Aepyornis, Dinornis* und *Apteryx* auf. Nathusius erhielt von Milne-Edwards zwei Fragmente der über 3 mm dicken Schale von *Aepyornis*, dessen Eier (über 2 Fuß lang) fossil in Madagaskar gefunden wurden. Es ergab sich eine außerordentlich weitgehende Uebereinstimmung des feineren Baues mit dem Straußenei, sowohl auf Quer- wie Flächenschliffen, so daß einfach auf die obige Darstellung verwiesen werden kann. Bemerkenswert ist, daß hier wie auch bei *Dinornis* (Moa) an Tangentialschliffen durch die Mamillenschicht dicht über der inneren Schalenfläche die sphäritische Struktur mit besonderer Deutlichkeit hervortritt (Fig. 176 c).

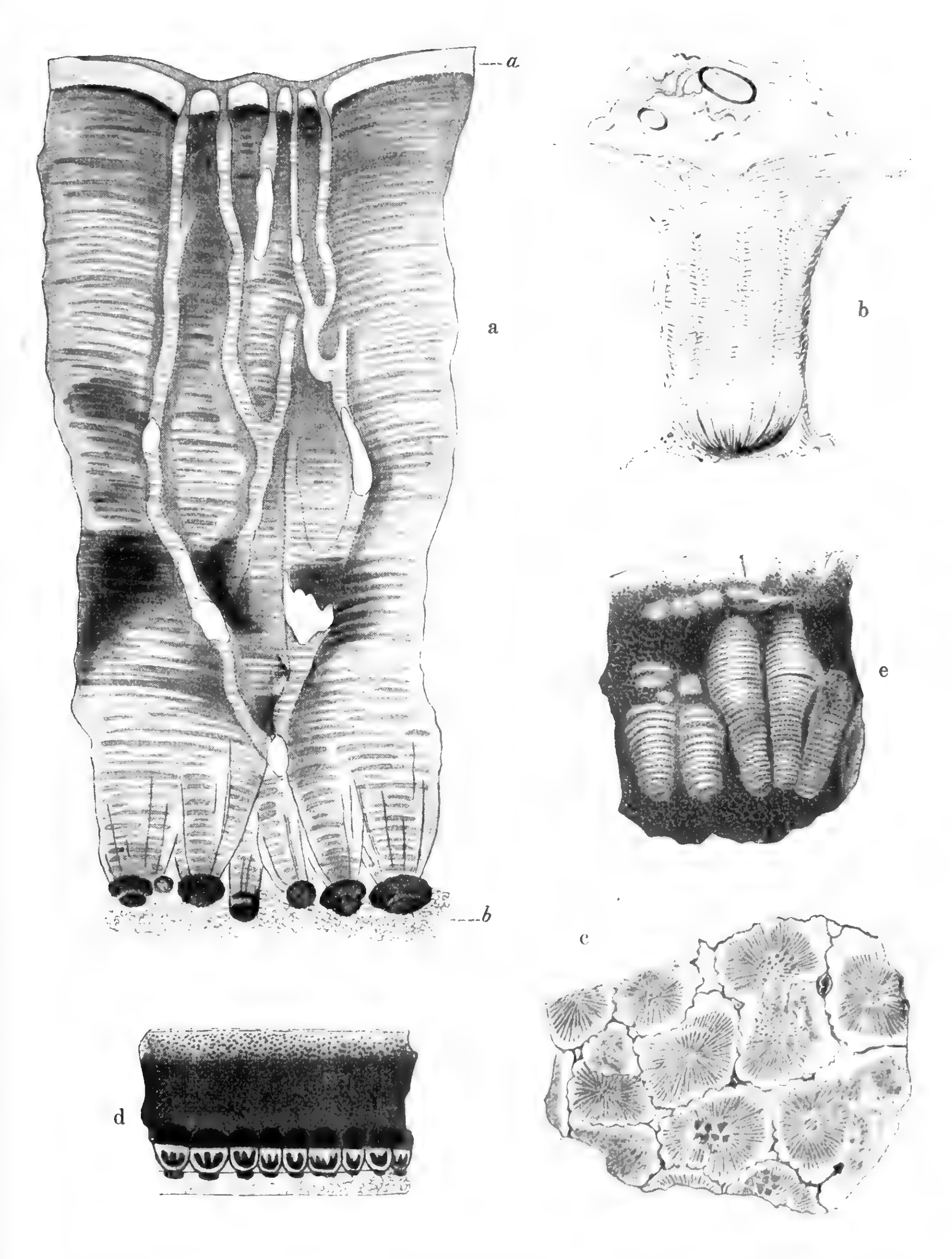


Fig. 176. a Straußenei. Radialschliff durch die Schale, der eine Gruppe von Porenkanälchen schneidet. Die hellen Stellen sind solche, wo die letzteren angeschliffen wurden. *b* Reste der Faserhaut. b Schwanenei. Entkalkte Mamille aus einem Radialschnitt. c *Dinornis crassus*. Teil eines Tangentialschliffes durch ein Stück der Eischale ganz dicht über der inneren Fläche. d Hühnerei. Radialschliff durch die Schale. e Hühnerei. Radialschliff durch einen abnormen ringförmigen Wulst am spitzen Eipol. Durchsichtige geschichtete Einschlüsse der Schale. (Nach v. NATHUSIUS.)

Wie die beistehende Fig. 176b, d, e erkennen läßt, welche Querschliffe von Eischalen anderer Vögel darstellen, ist der feinere Bau im wesentlichen derselbe, wenngleich die Details nicht so scharf hervortreten wie bei den besprochenen großen Eiern. Wie NATHUSIUS bemerkt, zeigen die Eischalen der sämtlichen Ordnungen der Nesthocker (Singvögel, Kletterer, Raubvögel und Tauben) eine viel einfachere Struktur als jene der Nestflüchter (Hühner, Lauf-, Sumpf- und Schwimmvögel). Bei diesen wird durch die lagenweise oder säulenförmig abgegrenzte Anordnung kleiner undurchsichtiger Kügelchen (Phosphatkörnchen) innerhalb einer durchsichtigen Grundsubstanz ($CaCO_3$) eine sehr zierliche Zeichnung der Schalenschliffe bedingt. Bei den Nesthockern ist dies nicht der Fall. Hier erscheinen die mittleren Schalenschichten im allgemeinen gleichmäßig undurchsichtig, während die die innerste Schicht bildenden Mamillen durchsichtig und ohne charakteristische Zeichnung sind. Der Typus des Schalenbaues bei den Hühnern ist sehr deutlich gekennzeichnet durch dunkle Zeichnungen im Innern der übrigens durchsichtigen Mamillenendigungen (Fig. 176d), darüber eine sehr dunkle Schicht, welche durch eine durchsichtigere, von der äußeren wieder dunkleren Schalenhälfte abgegrenzt ist. Den Mamillen des Straußeneies ganz ähnliche, sehr deutlich geschichtete Gebilde (Fig. 176e) beobachtete v. NATHUSIUS auch inmitten der Schale eines nicht ganz normal gebildeten Hühnereies, deren Struktur wohl den Schluß auf eine durchgreifende Horizontalschichtung der ganzen Dicke der Schale gestattet.

Werden Stückchen von Eischalen (Strauß) mittels Chromsäure vorsichtig entkalkt, so lassen sich an Zupfpräparaten hier und da die organischen Ueberreste der Mamillen erkennen, welche für die Auffassung von deren Struktur von großem Interesse sind. Noch besser ist es natürlich Dünnschliffe zu benützen. Entkalkte Querschliffe lassen durch alle Schichten der Schale hindurch eine zarte der Oberfläche parallele Streifung erkennen (Fig. 176b), zugleich tritt aber auch in den Mamillen und den inneren Schalenschichten eine gröbere Streifung oder Faserung hervor, die senkrecht auf ersterer steht. Auch hierin ähnelt die Struktur den Muschelprismen. Auch entkalkte Tangentialschliffe zeigen noch alle die oben geschilderten Struktureigentümlichkeiten. „Die Mamillen sind in ihren tieferen Lagen sternförmig gestreift, dann treten in den höheren Schichten die charakteristischen Dreieckformen auf. Dieselben zeigen sich hier scharf konturiert, durch die Chromsäure etwas gefärbt und stärker lichtbrechend als die sie umgebende Substanz. Beim Zerfallen der Schliffe sind sie als dreieckige isolierte Plättchen zu erhalten."

Faßt man alles zusammen, so wird man nicht zweifeln können, daß die Mamillen der Vogeleierschalen in der Tat sphäritische Kalkgebilde sind, die in den wesentlichsten Punkten den typisch sphäritischen Lamellibranchierprismen entsprechen. Leider liegen zur Zeit keine Erfahrungen über die Entwicklung dieser Bildungen vor, doch dürfte wohl auch in diesem Punkte Uebereinstimmung bestehen. *Da es sich bei den kalkigen Eischalen um Strukturen handelt, welche, wie man mit Sicherheit behaupten darf, in der Hauptsache nachträglich in einem ursprünglich flüssigen Sekrete echter Drüsen entstehen, und da ein formbildender Einfluß lebender Zellen hier gänzlich ausgeschlossen erscheint, so dürften die Schlußfolgerungen, zu welchen wir hinsichtlich der Muschelschalen gelangten, nur um so sicherer begründet sein.* Bei unserer gänzlichen Unkenntnis des Sekretes und des Sekretionsvorganges seitens der Uterindrüsen, mögen wenigstens einige darauf bezügliche Angaben der älteren Literatur hier noch Platz finden. Schon C. E. v. BAER (Entwicklungsgesch., Bd. 2, 1837) betrachtet die

Kalkschale der Eier als eine reine Sekretionsbildung. Sie entsteht nach ihm so, daß von der Schleimhaut des Uterus eine weiße, zähe Flüssigkeit (sehr ähnlich einem Gemenge von Eiweiß und Kalkmilch) ergossen wird, die um die Eischalenhaut (Faserhaut) eine feste Haut bildet, in der allmählich Kalkkristalle anschießen, die dann an Größe und Zahl zunehmen. Eine total andere Auffassung vertraten MECKEL v. HEMSBACH (107) und später LANDOIS (100). Beide glauben, daß in der Kalkschale Drüsenelemente der Schleimhaut enthalten sind, die mechanisch mit fortgerissen und später von Kalksalzen imprägniert werden. Die Kalkschalenbildung hätte hiernach Aehnlichkeit mit der Deciduabildung der Säugetiere, da ja Teile der Schleimhaut selbst in die Umhüllungen des Eies übergehen. BLASIUS (13) neigt sich wieder der Auffassung v. BAERS zu. Es war hauptsächlich die besondere „Struktur" der innersten Lagen der Kalkschale, welche, vor v. NATHUSIUS nur ganz ungenügend bekannt, die Autoren veranlaßte, an ein „Gewebe" zu denken; man braucht bloß einen Blick auf die von BLASIUS gegebenen Abbildungen zu werfen, um zu erkennen, wie sehr auch er von der angeblichen „Zellenstruktur" beeinflußt war.

2. Brachiopodenschalen.

Während bei den Prismen der Muschelschalen immerhin vergleichbaren „Mamillen" der Vogeleierschale von irgend einer direkten Beziehung zu den absondernden, in der Tiefe der Drüsenschläuche gelegenen Zellen nicht die Rede sein kann, gibt es doch auch Schalenbildungen mit einer Prismenschicht, deren einzelne Elemente, wie etwa die Chitonen-Stacheln, von je einer Zelle des sezernierenden Mantelepithels gebildet werden. Es ist dies bei den muschelähnlichen Schalen der lange Zeit zu den Mollusken gerechneten Brachiopoden der Fall. Die „Sekretionskomplexe" im Sinne STEMPELLS entsprechen hier wenigstens stellenweise je einer Zelle.

Bei aller Aehnlichkeit mit den Schalen der Mollusken, speziell der Muscheln, nehmen die Schalen der Brachiopoden in mancher Beziehung doch eine Ausnahmestellung ein, insbesondere auch mit Rücksicht auf das Verhältnis zwischen Mantel und Schale, indem die Innenfläche der letzteren von zahlreichen feinen Löchern durchbohrt erscheint, in welche sich papillenartige Fortsätze des Mantels (bzw. des Epithels) einsenken und in röhrenförmigen die ganze Schalendicke durchsetzenden Kanälchen bis unter die Cuticula hinaufreichen. Die ganze Schalenmasse ist so wenigstens stellenweise dauernd mit lebendigen Zellen des Tieres in Berührung. Der Entdecker dieser Kanälchen bei fossilen Brachiopoden ist MORRIS (Mineral. Conchology No. 108). Bei rezenten Schalen wurden sie und ihr organischer Inhalt von CARPENTER (34) zuerst nachgewiesen.

Unmittelbar unter der Cuticula liegt bei *Terebratula vitrea* nach VOGT und YUNG eine fast ausschließlich aus kleinen Kalkkörnchen gebildete Schicht, welche bei Behandlung mit Säuren kaum einen Rückstand läßt. Die innere Schicht, welche größtenteils die Dicke der Schale ausmacht, besteht dann „aus vieleckigen Kalkprismen, deren Basis sich durch Druck sogar auf der Oberfläche des Mantels abzeichnet und die im größten Teil der Klappen vertikal zur Dicke gerichtet sind, während sie auf den im Wachsen begriffenen Rändern der Klappen eine schiefe Stellung einnehmen". Sehr gute Abbildungen von Schalenquerschliffen von *Crania anomala* hat BLOCH-

mann (14) gegeben. Die Kalkmasse (Calcit.) ist „in Schichten abgelagert, welche im allgemeinen schief zur Oberfläche der Schale stehen“ (Fig. 177). Diese Lamellen sind da, wo sie von den Poren für die Mantelpapillen durchbrochen werden, etwas in die Höhe gezogen nach der äußeren Oberfläche hin. Die Kalklamellen sind fein parallel der Oberfläche gestreift, welche Streifung wohl als Ausdruck einer schichtenweisen Ablagerung betrachtet werden darf. Eine wirklich prismatische Struktur ist nach Blochmann im gegebenen Falle auf die Stellen der Muskelansätze beschränkt“. In anderen Fällen (*Lingula*) erscheint die Schale aus abwechselnden Lagen von Chitin und Kalk (Fig. 177 c) aufgebaut.

Von besonderem Interesse sind die Beziehungen des Mantelepithels zur Schale. Sieht man zunächst von den Mantelpapillen ab, so zeigt sich, daß das Epithel der der Schaleninnenfläche zugewendeten Außenseite der Mantellappen (bei *Crania*) ganz „den gewöhnlichen Typus der ektodermalen Epithelien der Brachiopoden“ darbietet, d. h. aus Zellen besteht, welche nach unten etwas verjüngt sind, so daß ansehnliche Intercellularräume entstehen. In der Tiefe zwischen diesen Zellen finden sich (bei *Crania*) rundliche, von Blochmann als „Sekretzellen“ bezeichnete Gebilde, welche allmählich sich sehr vergrößern und zahlreiche runde, tropfenartige Kügelchen enthalten. Zwischen den mächtig angeschwollenen Sekretzellen erscheinen dann die gewöhnlichen Epithelzellen ganz schmal und zusammengedrängt. Die Sekretzellen sind besonders in den mittleren Teilen des Mantels entwickelt, fehlen dagegen gänzlich an den Muskelansätzen. Hier findet sich „das schönste Zylinderepithel, allerdings in der den Brachiopoden eigentümlichen Weise ausgebildet, mit ansehnlichen Intercellularräumen (Fig. 177). Das Plasma der betreffenden Zellen ist grobfaserig (senkrecht zur Oberfläche), der Kern liegt den Zellen seitlich an. Diese Zellen (Haftzellen) erzeugen die aus fein längsstreifigen Prismen aufgebaute Kalksubstanz der Muskelansätze“. Diese Angaben Blochmanns sind deswegen von besonderem Interesse, weil es für die Lamellibranchier vielfach bezweifelt wurde, daß zwischen Muskel und Schale überhaupt eine Epithellage sich befindet. Ehrenbaum (l. c.) vermißte bei *Mytilus* zwischen Schale und Muskel „jegliche Spur eines Epithelialbeleges“ und vertritt die Meinung, daß „hier die eigentümlichen spindelförmigen Muskelzellen selbst die sekretorische Tätigkeit übernommen haben“ (l. c. p. 47). Im Gegensatz hierzu stellte aber schon früher Tullberg (l. c. p. 26) die Behauptung auf, daß die „durchsichtige Substanz“ durch „chemische Metamorphose der darunter liegenden Zellen“ gebildet werde und er glaubt in dem prismatisch-nadeligen Charakter der Substanz einen Beweis dafür zu finden, daß dieselbe durch Zerfaserung der äußersten Zellränder gebildet werde, ähnlich wie er das auch für das Periostracum annimmt. Auch Thiele wendete sich gegen Ehrenbaum (l. c.) und behauptet mit Sicherheit eine Epithellage unter den Muskeln gefunden zu haben, was in neuester Zeit auch von Rubbel (l. c.) wieder festgestellt wurde.

Die Beobachtungen von Blochmann an Brachiopoden sind deshalb besonders wichtig, weil sie zeigen, daß im gegebenen Falle jedes Kalkprisma am Muskelansatze von einer einzigen Zelle erzeugt, d. h. abgesondert wird. Aber nicht nur an den Muskelansätzen, sondern (bei den Testicardiern) auch an allen übrigen Stellen entspricht jedem Kalkprisma der Schalensubstanz je eine polygonale Epithelzelle der Manteloberfläche, deren Sekretionsprodukt jenes darstellt und mit dem hier die betreffende Zelle infolge der Fixierung der Mantelfläche an der Schale dauernd in Beziehung bleibt. Die polygonale Felderung, welche van Bemmelen (6, 7) im Flächenbilde der äußeren Mantelfläche beobachtete und als Abdrücke der Basen der Prismen deuten zu müssen glaubte, wird nach Blochmann durch

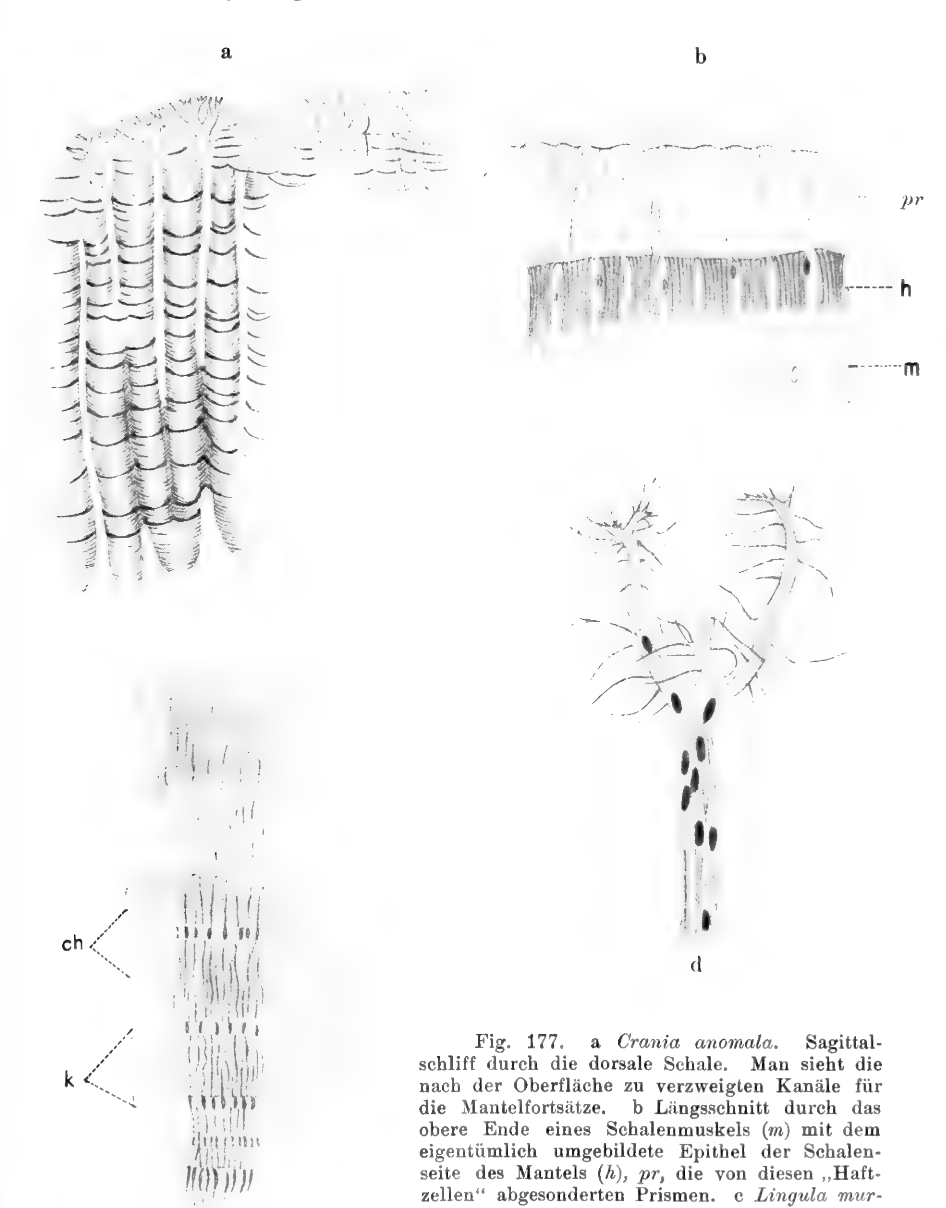


Fig. 177. a *Crania anomala*. Sagittalschliff durch die dorsale Schale. Man sieht die nach der Oberfläche zu verzweigten Kanäle für die Mantelfortsätze. b Längsschnitt durch das obere Ende eines Schalenmuskels (*m*) mit dem eigentümlich umgebildete Epithel der Schalenseite des Mantels (*h*), *pr*, die von diesen „Haftzellen" abgesonderten Prismen. c *Lingula murphiana*. Querschliff durch die Schale. Man erkennt die Schichtung aus abwechselnden Lagen von Chitin- und Kalklamellen (*ch* und *k*) sowie die senkrecht durchgehenden Porenkanälchen. d *Crania anomala*. Längsschnitt durch das obere Ende einer Mantelpapille mit feinen Plasmaausläufern der schmalen Mantelepithelzellen (vergl. Fig. a). (Nach BLOCHMANN.)

wirkliche Zellen hervorgebracht, die nach oben zu die Prismen abscheiden.

Die eigentümlichsten Bildungen des Brachiopodenmantels sind jene für die ganze Tiergruppe so charakteristischen Mantelfortsätze oder Mantelpapillen. Der Umstand, daß diese zarten Gebilde ganz

in die kalkige Schale eingelagert sind, erschwert ihre Untersuchung sehr. Am Rande der Schale, wo sie beim Wachstum beständig neu gebildet werden, läßt sich nun zeigen, daß solche jüngere Mantelpapillen rein epitheliale Bildungen sind, „weiter nichts als einige bedeutend verlängerte Epithelzellen" und keine Spur von einem Hohlraum enthaltend. Bei *Crania* dringen die feinsten Ausläufer der hier verzweigten Papillen in Form langer feiner Plasmafäden in die Schalensubstanz ein (Fig. 177), ohne daß sich aber mit Sicherheit feststellen ließe, wie sie sich nach der Oberfläche zu schließlich verhalten. Die erwähnten „Sekretzellen" lassen sich oft bis zu bedeutender Höhe in den Papillen verfolgen. Man sieht, daß, wenn irgendwo Grund vorläge Schalenbildungen für belebt zu erklären und ihnen daraufhin ein „inneres Wachstum" durch Intussusception zuzuschreiben, es am ehesten noch bei den Brachiopoden angenommen werden könnte. Bei genauerem Zusehen wird man freilich sagen müssen, daß für eine solche Annahme kaum ein triftigerer Grund vorläge, als in dem Falle einer stark verdickten Pflanzenmembran mit ihren plasmaerfüllten Porenkanälen. Sowenig wir hier ein Wachstum durch Intussusception anzunehmen gezwungen sind oder speziell das Plasma der Porenkanäle für das Wachsen der Zellhaut verantwortlich machen, ebensowenig scheint mir auch Grund vorzuliegen, die Papillen des Mantels innerhalb der Brachiopodenschalen mit dem Wachsen derselben in Beziehung zu bringen. Dagegen spricht schon der Umstand, daß manche Familien überhaupt gar keine Mantelpapillen besitzen (Rhynchonelliden u. a.). Blochmann hält sie „für Organe, die im wesentlichen der Ernährung der Schale dienen, die diese nicht als ein totes Sekret, sondern als einen lebenden Teil des Tierkörpers erscheinen lassen". Er vergleicht die feinen, in die Schalen eindringenden Fortsätze (bei *Crania*) mit den Fortsätzen der Knochenzellen bei Wirbeltieren. Indessen begegnet, wie er gleich selbst hinzufügt, auch diese Auffassung Schwierigkeiten und muß es weiteren Untersuchungen, die wohl hauptsächlich experimenteller Art würden sein müssen, vorbehalten bleiben, das Rätsel zu lösen.

D. Gastropoden.

1. Der feinere Bau der Gastropodenschalen.

Wenn schon die in den vorhergehenden Abschnitten geschilderte Struktur der Lamellibranchierschalen sich als überaus kompliziert erweist — und es wurden nur die allereinfachsten Typen besprochen — so gilt dies doch noch in ungleich höherem Maße von den Gehäusen der Gastropoden, die, wie in der äußeren Form, so auch bezüglich des feineren Baues anscheinend fundamental von jenen verschieden sind. In der Tat wurde vielfach angenommen, daß zwischen dem Schalenbau der Lamellibranchier und der Gastropoden durchgreifende Unterschiede bestehen, indessen finden sich, wie man jetzt weiß, Uebergänge der mannigfachsten Art, und gibt es Muscheln, deren Schalen wenigstens in gewissen Teilen ausgesprochene Gastropodenstruktur erkennen lassen (so z. B. *Cardium edule*, *Mya arenaria*). Immerhin darf man aber wohl von einer typischen Schalenstruktur der Gastropoden sprechen, da sie in diesem Falle die Regel, dort aber bei den Muscheln die Ausnahme bildet.

Das Charakteristische des Baues läßt sich wieder am besten an einem Beispiele klar machen, wo die Verhältnisse noch relativ einfach liegen und der Untersuchung so gut wie gar keine Schwierigkeiten entgegenstehen. Beides ist bei unseren gewöhnlichen größeren Land- und Süßwasserschnecken der Fall, und es soll daher auch dem Folgenden die Schilderung des Schalenbaues von *Helix pomatia* und *Lymnaeus stagnalis* zugrunde gelegt werden.

a) Die Schalenstruktur von Helix und Lymnaeus.

Nach SEMPER (159) besteht die Schale aller Pulmonaten aus einer organischen Grundsubstanz und darin eingelagertem $CaCO_3$. Dieser soll in allen Fällen eine entschieden kristallinische Struktur zeigen, die allerdings oft verdeckt ist. Ohne alle Schwierigkeit ist sie an den rudimentären (inneren) Schälchen von Nacktschnecken (*Limax*, *Arion*) zu erkennen. Nach LEYDIG (101) sind die Kalkkonkremente bei *Arion* „oval, spitzweckig, gern zu mehreren zusammengewachsen, und stellen wohl auch eckige Platten dar; ihre Oberfläche zeigt wegen der Zusammensetzung des Steines aus kleinsten Teilchen ein mattes Wesen". Der Gattung *Limax* kommt ein Kalkschälchen zu, das nach LEYDIGs Untersuchungen bei den einzelnen Arten Unterschiede in der Form und auch im Bau darbietet. Bei *L. agrestis* hat es die Gestalt eines flachen Schildchens, dessen Randsaum unverkalkt bleibt. Weiter nach der Mitte hin finden sich Kalkablagerungen, und zwar in doppelter Weise: „Einmal in Form von kugelig schaligen Massen, welche besonders gegen den Umfang der Schale sich ausbilden . . ., zweitens beginnt in der Nähe des Wirbels eine Kalkplatte, welche mit strahliger Zerlegung, etwa wie ein Gefäßbaum, gegen die Peripherie vorschreitet und aus kristallinischen Plättchen besteht, die sich zu größeren Tafeln zusammenlegen und wie ein Mauerwerk aneinanderschließen, mit feinsten Lücken dazwischen. Schon die ersten oder feinsten Kalkablagerungen scheinen von kristallinischer Art zu sein (Rhomboëder) und nur zu größeren Formen heranzuwachsen." (LEYDIG.) Einen höchst bemerkenswerten Bau besitzt das Kalkschälchen von *Limax marginatus* MÜLL. (*L. arborum* BOUCH.). (Fig. 178a—d). „Es ist ein dicker Stein oder Porzellanklümpchen von kurzkegeliger Form, nach oben gewölbt, nach unten nur an der Basis unregelmäßig vertieft, mit konzentrischer und radiärer Streifung. Diese dicke Beschaffenheit des Schälchen ist entstanden durch massiges An- und Uebereinanderlagern rhomboëdrischer Kalkplättchen. Dieselben nehmen sich bei geringer Vergrößerung und durchfallendem Licht wie mit äußerst feinen Strichelchen durchzogen aus; stark vergrößert erscheint das einzelne Plättchen aus dicht zusammenliegenden kleinsten kristallinischen Teilchen gebildet."

Betrachtet man ein Schälchen von *Limax agrestis* von der Innenseite her, so erhält man zunächst den Eindruck eines wirren Trümmerhaufens, wobei, wenn ich mich so ausdrücken darf, die größten Blöcke (wenigstens bei *Limax agrestis*) am Rande, die kleinen Steinchen aber mehr im Zentrum liegen. In der Regel kann man zwei, bisweilen selbst drei Schichten solcher Kalkkonkremente unterscheiden und erscheint es dann zwecks einer genaueren mikroskopischen Untersuchung durchaus erforderlich, einen Teil der Kalkmassen zu entfernen. Am besten gelingt das durch vorsichtiges Anätzen mit Säure von außen her, so daß die innerste Schicht völlig unversehrt bleibt. Dabei löst sich immer auch die zarte Cuticula ab. Betrachtet man nun ein solches Präparat bei stärkerer Vergrößerung, so bietet sich eines der fesselndsten Bilder dar, die uns überhaupt das Mikroskop zu enthüllen vermag. In wunderbarer Mannigfaltigkeit und doch im wesentlichen übereinstimmend zeigen die einzelnen Kalkschollen eine überaus zierliche und zugleich höchst charakteristische mikrokristallinische Struktur. Die Fig. 178e kann davon eine annähernde Vorstellung geben, wiewohl die ganze erstaunliche Mannigfaltigkeit eines solchen Präparates sich in einem kleinen Ausschnitt natürlich nicht hinreichend ausprägt. Man blickt auf



Fig. 178. a—d *Limax marginatus*. a Schälchen von oben, gering vergrößert. b Dasselbe von unten und seitwärts. c Struktur des Schälchens bei stärkerer Vergrößerung. d Einige der Kalkplatten noch stärker vergrößert. (Nach Leydig.)

e *Limax agrestis*. Struktur des Schälchens bei starker Vergrößerung. (Nach Biedermann.)

eine Masse von größeren und kleineren kristallinischen Aggregaten, die regellos neben- und übereinander liegen, von denen aber jedes einzelne eine völlig gleichförmige Struktur zeigt, die immer als eine blättrige zu bezeichnen ist. Während aber in einem Falle die übereinander geschichteten, einander parallelen kristallinischen Lamellen von der Fläche gesehen werden, stehen sie in einer benachbarten Druse auf der Kante, und während die Richtung der Spaltungsflächen der kristallinischen Geschiebe an einer Stelle horizontal verläuft, sind die Platten vielleicht unmittelbar daneben senkrecht aufgerichtet. Für „Verwerfungen", „Ueberkippungen" und andere Störungen der Schichtenfolge im geologischen Sinne liefert jedes solche Präparat eine Fülle von Beispielen. Wie zu erwarten, verhalten sich die unregelmäßig durcheinander gewürfelten Kalkkonkremente schon infolge ihrer verschiedenen Lage im polarisierten Lichte sehr verschieden. Während die einen zwischen gekreuzten Nicols bei einer bestimmten Lage des Präparates hell leuchtend erscheinen, bleiben andere gleichzeitig völlig dunkel. Es liegt sehr nahe, den Grund für die große Unordnung der Kalkpartikel dieser rudimentären Schalen als Folge ihrer Lage in einer von Muskelschichten umgebenen Höhlung mit weichen leicht verschieblichen Wänden zu erblicken, in der die Ablagerung schon durch die Bewegungen des Tieres vielfachen Störungen unterworfen sein wird, so daß ein gleichmäßig geordnetes Auskristallisieren und daher eine regelmäßige Schichtenbildung von vornherein ausgeschlossen erscheint.

Der extremste Fall liegt bei *Arion* vor, wo sich an Stelle eines „Schälchens" vielfach nur ein loser Haufen länglichrunder, glatter, „spitzweckiger" Kalkkörperchen findet, an welchen eine kristallinische Struktur so ohne weiteres nicht hervortritt. Gleichwohl läßt sich an denselben ein gesetzmäßiger Schichtenbau leicht nachweisen, vor allem durch Behandlung mit Kalilauge. Nach einiger Zeit sieht man dann jene schon erwähnten sechsseitigen Täfelchen des Doppelsalzes entstehen; dieselben bilden sich aber nicht regellos zerstreut in der Masse der Kalkkörperchen, sondern in regelmäßigen, sich in aufeinanderfolgenden Schichten unter einem rechten Winkel kreuzenden Linienzügen.

Leider fehlen noch genauere Untersuchungen über die Entwicklung der aus einem zweifellos flüssigen Sekret bestimmter Zellen sich ausscheidenden Schalen. Nach Semper (l. c.) tritt das Schälchen bei den nackten Lungenschnecken schon in einem sehr frühen Stadium in einer von Epithel ausgekleideten Höhlung des Mantels auf; später soll der Epithelbelag aber schwinden. Leydig (l. c.) beschreibt die Schalenhöhle bei *Limax cinereo-niger* als einen weiten Raum, den das Schälchen nicht annähernd ausfüllt. Dort, wo es dem Boden aufsitzt, zieht ein leichter Falz herum zur Aufnahme des Randes des Schälchens, am festesten haftet es noch am Wirbel. Eine Epithelauskleidung der Innenwand der Schalenhöhle konnte auch Leydig nicht finden. In bezug auf die Entstehung nimmt er an, daß zunächst die Kalkschale und später erst die organische Grundlage gebildet werde, was mit Rücksicht auf alle anderen Erfahrungen über Schalenbildung wohl als äußerst unwahrscheinlich bezeichnet werden muß. An Embryonen von *Limax variegatus*, deren Schalenbildung eben begonnen hatte, „war dies mit dem Auftreten der Kalkmassen geschehen, welche in der Form von etwa einem Dutzend größerer und kleinerer Kalkstücke innerhalb eines hellen Raumes des Mantels lagen". In einem späteren Stadium hatte die Zahl der Kalkstücke so zugenommen, daß sie als eine weiß glitzernde Masse aus dem weichen graugallertigen Körper herausschimmerten.

Bei noch älteren Embryoen erscheinen die Kalkstücke bereits zu einem Schälchen zusammengeflossen, „aber auch jetzt war noch nichts von der häutigen Grundlage sichtbar (? B.)".

Auch über den Bau der äußeren Schalen der einheimischen Land- und Süßwasser-Gastropoden verdanken wir Leydig einige Angaben. Von be-

sonderer Wichtigkeit ist auch hier wieder die Angabe, daß sich der Kalk in der Schale der Schnecken teilweise rein kristallinisch abgelagert findet. An den durchscheinenden, frisch untersuchten Schalen unserer Lymnäen oder auch von Bullaea vermag man nach Leydig die „kristallinischen Zeichnungen", wenn auch etwas verwaschen, direkt zu sehen. Auch die sehr durchsichtige Schale von *Hyalina cellaria* läßt im frischen Zustande leicht „eine feinstreifige Schräglage der kristallinischen Schicht" unterscheiden und darunter eine grobkristallinische, in der Quere des Gewindes verlaufende innerste Schicht". Im allgemeinen erweisen sich die Schalen der einheimischen Gastropoden nach Leydig aus 3 Schichten zusammengesetzt: 1) einer homogenen Cuticula, 2) der Kalkschicht (kristallinisch), 3) einer homogenen blättrigen Substanz. Von diesen Schichten soll auch 1) kalkhaltig sein. Bringt man die Schale von *Bulimus radiatus* für einige Tage in starke Essigsäure, so bleibt schließlich nur die horngelbe Cuticula zurück und ebenso die farblose lamellöse Substanz. Die Kalklage aber ist geschwunden.

Nach kürzerer Einwirkung der Säure erscheint die Schale kreideweiß und brüchig. Ihre Substanz zeigt mikroskopisch „Züge von spießigen Kalkteilen, die unter sich von Stelle zu Stelle zusammenfließend, Zwischenräume übrig lassen. Das so entstehende Netz ist dunkel und zeigt feinste Kalknadeln. Die Zwischensubstanz ist hell und besteht aus größeren senkrecht gestellten Kalkkristallen." Longe und Mer (106) unterscheiden wie Leydig an der Schale von *Helix* drei Schichten: eine rein organische Cuticula und zwei kalkführende Lagen, von denen die äußere wieder aus zwei Schichten besteht, einer oberen unregelmäßig gestreiften und einer unteren dickeren, die sich aus vertikalen Prismen zusammensetzen soll. Die darauffolgende innerste Lage (entsprechend Leydigs „homogener blättriger Substanz") soll wieder aus meheren Schichten horizontal liegender Prismen bestehen, deren Achsenrichtung unter fast rechtem Winkel wechselt.

Da weder Leydig noch Longe und Mer Abbildungen gegeben haben, ist es kaum möglich, sich ein klares Bild von dem, was beschrieben wird, zu machen, und man könnte namentlich auf Grund der Schilderung der letztgenannten französischen Autoren leicht zu der Vermutung gelangen, daß das Gefüge der Schalensubstanz bei *Helix* der Prismenstruktur der Muscheln entspräche, was, wie gleich gezeigt werden soll, durchaus nicht der Fall ist.

Man gelangt am raschesten zu einer befriedigenden Einsicht in die wesentlichen elementaren Strukturverhältnisse der Gastropodenschalen, wenn man ein Stückchen des Gehäuses irgendeiner ganz jungen *Helix*-Art oder einen *Lymnaeus* ohne jede weitere Vorbereitung nach Einschluß von Glyzerin von der Fläche bei nicht zu schwacher Vergrößerung betrachtet. Am geeignetesten sind Stellen in der Nähe des wachsenden Randes, wo die Schale außer der Cuticula (Periostracum) nur aus einer einzigen Lage von Kalkgebilden besteht, die, einmal fertig, sich später nicht weiter verändern. Da sich jedoch bei fortschreitendem Dickenwachstum neue Schichten überlagern, so lassen sich von älteren Schalen nur durch Schleifen annähernd so gute Bilder gewinnen. Sehr fördernd erweist sich hier namentlich auch die Untersuchung im polarisierten Licht.

Bei Anwendung gewöhnlichen Lichtes ist es nicht ganz leicht, sich von der eigentlichen Form und Anordung der die primäre äußerste Kalkschicht zusammensetzenden Elemente eine klare Vorstellung zu verschaffen. Bei mittlerer Vergrößerung erscheint die ganze Fläche bedeckt mit kleinen spießigen Gebilden, die dicht nebeneinander gelagert, der Achse der Spiralwindungen parallel laufen. Bei stärkerer Vergrößerung erkennt man leicht, daß, ganz wie es Leydig von *Bulimus* beschrieben hat, die spießigen vielfach zackig begrenzten Figuren von Stelle zu Stelle zusammenfließen und durch eine Substanz von anderem Lichtbrechungsvermögen voneinander getrennt sind. Das Bild gewinnt außerordentlich an Klarheit, wenn man im polari-

sierten Lichte untersucht (Fig. 179a). Man sieht dann zwischen gekreuzten Nicols die vorher dunkleren Stellen des Präparates hell aufleuchten, wenn die Achsen der von der Fläche gesehen fast wie Stalaktiten geformten Gebilde mit der Polarisationsebene des Nicols einen Winkel von 45° bilden, während die die Maschen des hellen Netzes umhüllende Zwischensubstanz in jeder Lage dunkel bleibt. Hat das Präparat daher eine solche Lage, daß die hellen Züge in die Polarisationsebene des einen oder anderen Nicols fallen, so erscheint die ganze Fläche gleichmäßig dunkel. Wählt man zur Untersuchung eine etwas weiter vom Rande entfernte ältere Schalenpartie, so bemerkt man, daß unter der eben erwähnten Kalkschicht sich eine zweite von ganz gleicher Beschaffenheit anlegt, die sich nur dadurch unterscheidet, daß die Achsenrichtung der einzelnen Elemente sich mit jener der primär entstandenen genau rechtwinklig kreuzt.

Eine ganz ähnliche „flaserige“ Struktur kommt auch der innersten Schicht (Leydigs „homogener blättriger Substanz“) zu (Fig. 179b). Schon makroskopisch zeichnet sich die innere Schalenfläche durch ihre spiegelglatte glänzende Beschaffenheit aus, sowiedurch einen eigentümlichen opalartigen Schimmer, der namentlich bei jüngeren Exemplaren von *H. pomatia* sehr deutlich hervortritt. Bei Lupenvergrößerung erkennt man eine feine gestichelte Zeichnung, über deren Zustandekommen erst die mikroskopische Untersuchung Aufschluß gibt. Beobachtet man in auffallendem Lichte auf dunkler Unterlage, so erscheint bei einer gewissen Lage des Präparates die ganze Fläche in zierlichster Weise gestreift, indem parallele Züge langgestreckter, bandförmiger und beiderseits zugespitzter Gebilde, unterbrochen von entsprechend gestalteten dunklen Zwischenräumen, in zartem Blau schimmernd, hervortreten. Um den nötigen Fokalabstand zu gewinnen, muß man schwächere Systeme (Zeiss A oder C) benützen. Wird das Präparat so gestellt, daß die Längsachse der leuchtenden Bänder senkrecht zu jener Lage derselben steht, bei welcher die Helligkeit am größten war, so verschwindet die vordem so scharf ausgeprägte Bänderung fast ganz und alles sieht ziemlich gleichmäßig dunkel aus. Es bleibt noch zu erwähnen, daß die einzelnen Bänderzüge nicht ganz isoliert verlaufen, sondern vielfach netzförmig durch schräge Anastomosen miteinander verknüpft sind. Geht man von derjenigen Lage des Präparates aus, bei welcher die Bänderung am hellsten erscheint (es ist dies immer dann der Fall, wenn die Streifen dem senkrechten Durchmesser des Gesichtsfeldes parallel verlaufen) und dreht nun um 180°, so überzeugt man sich leicht, daß dann trotz scheinbarer Gleichheit des Bildes dennoch insofern ein vollkommener Gegensatz besteht, als in beiden Lagen verschiedene Teile des Präparates hell erscheinen. Die Bänder, welche im einen Falle leuchtend hell hervortreten, erscheinen im anderen als dunkle Zwischenräume und umgekehrt.

Fertigt man nun ein Präparat an, welches nach Wegätzen oder Abschleifen der äußeren, bei *H. pomatia* stets mehr oder weniger braun gefärbten Schalenschicht die innerste farblose opalisierende Bänderlage isoliert, im durchfallenden Lichte zu untersuchen gestattet, so tritt die geflechtartige Struktur derselben noch deutlicher hervor, als durch Beleuchtung von oben. Ist das Präparat richtig orientiert (die Längsachsen der Bänder sind dann parallel dem horizontalen Durchmesser des Gesichtsfeldes orientiert), so erscheinen die einzelnen nebeneinander laufenden Bänderzüge keineswegs gleichmäßig hell, sondern regelmäßig abwechselnd dunkler und heller, ein Verhalten, welches ins Extreme gesteigert bei Untersuchung im polarisierten Lichte hervortritt. Zwischen gekreuzten Nicols entsteht bei Schräglage des Präparates, wobei die Bänder unter einem Winkel von etwa 45° geneigt stehen, ein außerordentlich zierliches Bild, indem je zwei hellleuchtende Züge durch einen vollkommen dunklen

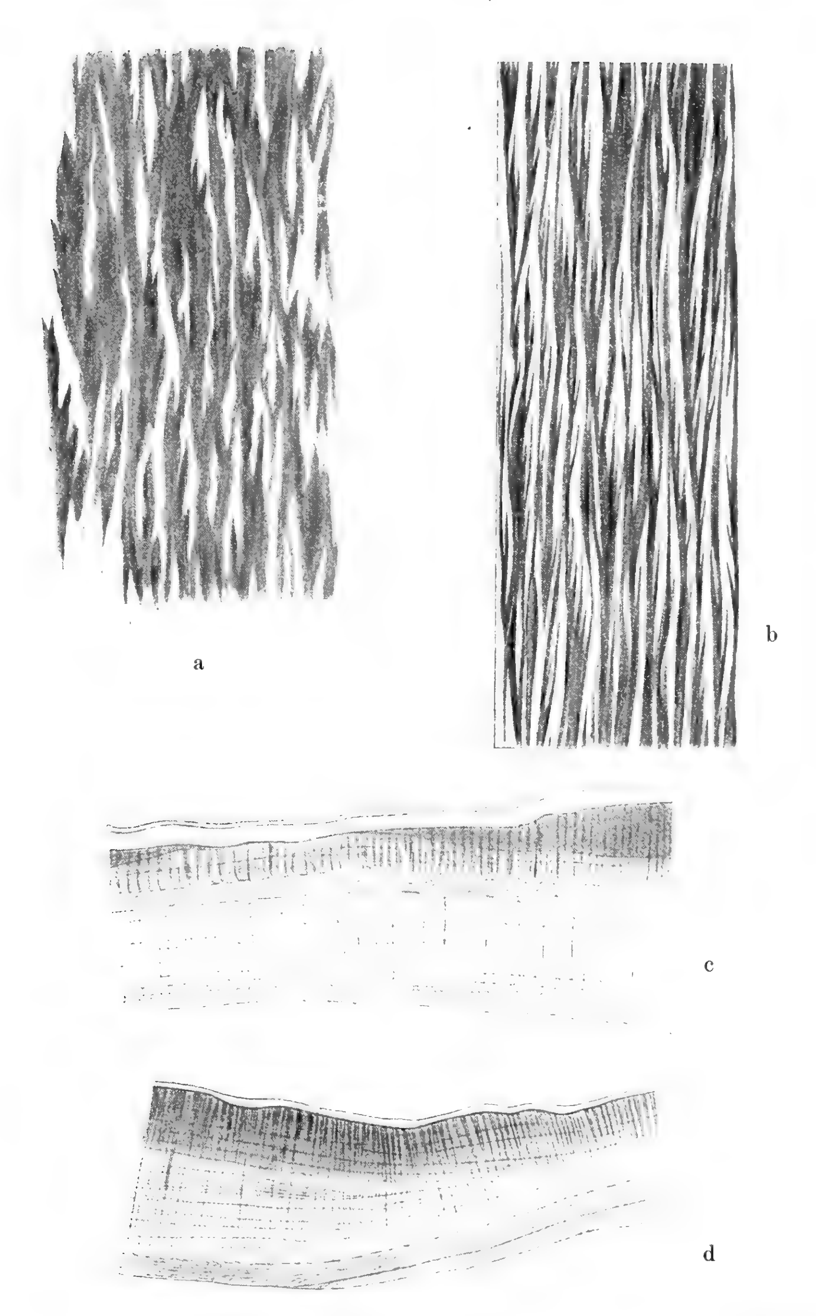


Fig. 179. a *Helix aspersa*. Teil des Schalenrandes eines ganz jungen Exemplares im polarisierten Lichte; dunkle und helle stalaktitenförmige Kalkgebilde (Flächenansicht). b *Helix pomatia*. Flächenansicht der innersten Schalenschicht (Schliffpräparat) im polarisierten Licht; helle und dunkle verzweigte Bänder als Ausdruck von schmalen auf der Kante stehenden Kalkplättchen, die entsprechend verzweigt (aufgesplittert) und ineinander verkeilt sind. (a und b nach Biedermann.)

c Schale von *Buliminus detritus* senkrecht zu den Anwachsstreifen geschliffen. d Desgleichen von *Buliminus montanus*. (c und d nach Beck.)

Zwischenraum getrennt erscheinen (Fig. 179b). Bei Drehung des Objekttisches verdunkeln sich die hellen Bänder, ohne daß sich die dunklen aufhellen.

Die einen verhalten sich dauernd wie eine isotrope, die andern ebenso dauernd wie eine anisotrope Substanz. Da es keinem Zweifel unterworfen sein kann, daß beiderlei Gebilde im wesentlichen aus kohlensaurem Kalk bestehen, so kann der erwähnte optische Unterschied natürlich nur in einer besonderen Struktur bzw. in einer besonderen Lage und Anordnung der kleinsten Teilchen gesucht werden. Durch Wegätzen der äußeren Schichten mittels Säure kann man unter Umständen ganz außerordentlich dünne Lamellen der innersten Schalenschicht gewinnen. Wendet man dann ganz starke Vergrößerungen an, so läßt sich bei günstiger Beleuchtung hier und da ganz unzweifelhaft eine feine, der Achse der Bänder parallele, Längsstreifung an jenen Elementen erkennen, welche zwischen gekreuzten Nicols hell erscheinen. Es macht ganz den Eindruck, als ob jedes „Band“ wieder aus feinsten Kalkfäserchen zusammengesetzt wäre; und wenn dies auch vielleicht im vorliegenden Falle noch bezweifelt werden könnte, so werden wir später doch ganz analoge Strukturen zu besprechen haben, wo jeder Zweifel an dem Vorhandensein eines faserigen Baues ausgeschlossen erscheint. Da sich nun jedes einzelne Kalkfäserchen, dessen kristallinische Natur wohl als sicher gelten darf, optisch wie ein Kalkspatprisma verhalten wird, so würde sich das oben geschilderte Verhalten eines Flächenschliffes durch die Bänderschicht im polarisierten Lichte in einfachster Weise erklären, wenn man annehmen dürfte, daß die Achsen der Kalkfäserchen in je zwei benachbarten Elementen senkrecht aufeinander stehen, so daß die Richtung der Faserung in den stets dunkel bleibenden Bändern der Achse des Mikroskopes parallel verliefe und im Flächenschliffe an den betreffenden Stellen nur Faser-Querschnitte vorlägen. Es muß aber ausdrücklich betont werden, daß sich auch bei Anwendung von Immersionssystemen keinerlei Andeutungen für das Vorhandensein einer solchen Struktur gewinnen lassen. Ich möchte aber doch nicht unterlassen, auf eine schon zitierte Stelle bei Leydig (l. c.) hinzuweisen, daß bei *Bulimus* das dunklere Netz spießiger Kalkteile der Schale „feinste Kalknadeln“ zeige, während die hellere Zwischensubstanz „aus größeren senkrecht gestellten Kalkkristallen“ bestehe.

Man sieht leicht, daß Flächenansichten der Schalenschichten an sich kein klares Bild von der eigentlichen Form der sie zusammensetzenden Kalkteile geben. Um diese Frage zu entscheiden, erscheint es notwendig, dünne, senkrecht zur Schalenfläche gerichtete Querschliffe zu untersuchen. Meine Bemühungen, solche in hinreichender Feinheit herzustellen, haben leider bis jetzt zu keinem befriedigenden Ergebnis geführt. Trotz Einbettung der Schalenstückchen splittern dieselben fast immer beim Schleifen, ehe die notwendige Dünne erreicht ist. Glücklicherweise läßt sich aber die Frage an anderen dickeren Gastropodenschalen mit ganz analoger Struktur ohne alle Schwierigkeit entscheiden. Aber auch bei *Helix* ist an jedem Querbruch der Schale schon mit der Lupe zu erkennen, daß die innere farblose „Bänderschicht“ selbst an ziemlich jungen Gehäusen schon eine beträchtliche Dicke besitzt, und in der Regel mächtiger entwickelt erscheint, als die braun gefärbten äußeren Schichten. Zerbricht man Schalenstücke, so findet man hier und da Stellen am Rande, wo die gefärbte Außenschicht abgesprengt ist, so daß die weiße innere Lage bloßliegt; von der Fläche gesehen erscheint dann die Bänderung beiderseits ganz deutlich ausgeprägt, und man kann sich in der Regel auch leicht überzeugen, daß beim Senken des Tubus die Grenzlinien der einzelnen Bänder unverändert ihre Lage behalten. Es handelt sich also sicher nicht um ganz dünne flache Bänder, sondern vielmehr um parallel nebeneinander liegende schmale Platten, deren Dicke der Breite der an der Schaleninnenseite hervortretenden

Bänder entspricht, deren Flächen zur Schalenfläche senkrecht stehen und deren Höhe im allgemeinen der Dicke der farblosen Innenschicht gleichkommt.

Dies letztere gilt freilich nur für jüngere Schalenteile, da sich später noch eine zweite farblose Lamelle von innen her auflagert, wodurch natürlich die Festigkeit der Schale entsprechend erhöht wird. Die Struktur derselben ist eine ganz analoge, wie die der erstangelegten Bänderschicht, nur kreuzen sich, von der Fläche gesehen, die Bänderzüge in beiden Schichten wieder, wie bei den aufeinanderfolgenden äußeren Schichten nahezu unter einem rechten Winkel. Dagegen hat neuerdings Beck an den dickeren Schalen von *Buliminus* Querschliffe gemacht (Fig. 179c, d), welche eine Struktur zeigen, die den erwähnten Anschauungen durchaus entsprechen.

Wirft man einen vergleichenden Blick auf die Figg. 179a u. b, so wird es nicht schwer fallen, zu erkennen, daß in allen wesentlichen Punkten eine völlige Uebereinstimmung im Bau der äußeren „flaserigen" Kalkschichten und der inneren „Bänder"- oder richtiger Blätterschicht der *Helix*-Schale besteht, und daß es sich eigentlich nur um allerdings sehr erhebliche Größenunterschiede der einzelnen Elemente handelt.

b) Die Schalenstruktur einiger mariner Gastropodenformen.

Die Dünne der Schalen unserer Land- und Süßwasserschnecken macht es unmöglich, tiefer in die, wie man sieht, äußerst komplizierte Struktur einzudringen, und man sieht sich daher notwendig darauf angewiesen, dickschaligere Formen zum Vergleich heranzuziehen. Ich wurde dadurch hauptsächlich veranlaßt durch eine Figur bei Nathusius-Königsborn (126, Taf. 4, Fig. 22 B), welche einen Flächenschliff durch die innere Schalenschicht von *Strombus* darstellt, dessen Struktur auf den ersten Blick dem Flächenbilde der inneren Bänderschicht von *Helix* zum Verwechseln gleicht. Ich habe daraufhin eine ganze Anzahl von Gastropodenschalen (Arten der Gattungen *Murex, Conus, Oliva*) in Flächenschliffen untersucht, welche teils äußeren, teils inneren, teils auch mittleren Schichten der Schale entsprechen und stets dieselbe Bänder- bezw. Plattenstruktur gefunden, so daß sie als geradezu typisch für diese Schalen gelten darf. Verschiedenheiten machen sich nur in bezug auf die Breite der Bänder, sowie deren Richtung in verschiedenen Schichten geltend.

Hier war nun ausreichend Gelegenheit gegeben, sich über Lage und Form der auf der Fläche als zugespitzte und verzweigte Bänder hervortretenden Kalkgebilde ohne Schwierigkeiten auf Schliffen zu orientieren, welche senkrecht zur Schalenfläche in verschiedener Richtung zur Achse der Bänder geführt wurden. Verhältnismäßig einfach gestaltet sich der Bau der Schale bei *Murex*. Betrachtet man ein Schalenstückchen von innen her bei auffallendem Lichte, so erkennt man sofort, daß hier die abwechselnd dunklen und hellen Bänder in der Richtung der Spiralwindungen, parallel der Mittellinie derselben, verlaufen; dasselbe gilt andererseits auch für die äußere Schalenfläche, so daß also die Bänderung innen und außen die gleiche Richtung hat. Auch bei *Helix* fällt die Achsenrichtung der Stalaktiten in der erstangelegten, äußersten Schalenschicht, sowie jene der langgestreckten Bänder der innersten Lage älterer Schalenteile mit der Richtung der Spiralwindungen des Gehäuses zusammen und steht demnach zum Schalenrande senkrecht. Schleift man nun ein Stückchen der Schale von *Murex* von außen oder innen her an, so ändert sich zunächst nichts an dem charakteristischen Bilde und man kann ziemlich weit gehen, ehe eine Aenderung eintritt. Untersucht man hierauf einen Schliff, welcher so gelegt wurde, daß seine Ebene die Längsachse der Bänder senkrecht schneidet, so erhält man das zierliche Bild, wie es Fig. 180a, b von *Mitra* darstellt. Sucht

man dann die geeigneteste Stelle der Schlifffläche auf, so erscheint dieselbe beiderseits (innen und außen) gesäumt von einem ziemlich breiten, der Quere nach abwechselnd dunkel und hell gebänderten Rande, wobei die Höhe der einzelnen übereinander geschichteten optisch differenten Lagen durchaus der Breite der dunklen und hellen Bänder des Flächenbildes entspricht. Es kann daher keinem Zweifel unterworfen sein, daß jedes an der Außen- resp. Innenfläche der Schale sichtbare Band in Wirklichkeit nur die Schmalseite einer dünnen, auf der Kante stehenden Platte darstellt, die in außerordentlich großer Zahl, wie die Blätter eines Buches nebeneinanderliegend, außen und innen eine zusammenhängende Lage bilden.

Jeder durch diese beiden Schichten parallel zur Schalenfläche gelegte Schliff zeigt nun ohne weiteres, daß die den Längsschnitten der auf der Kante stehenden Plättchen entsprechenden Bänder nicht auf längere Strecken parallel begrenzt erscheinen, sondern vielfach spitz auskeilen und durch schräge Anastomosen miteinander geflechtartig verbunden sind; es sind demnach, wenn man sich das Flächenbild sozusagen ins Körperliche übersetzt, die einzelnen Platten gewissermaßen ineinandergestekt und verkeilt, wodurch natürlich die Festigkeit des ganzen Gefüges außerordentlich gesteigert wird.

Ein ganz verschiedenes Aussehen zeigt auf demselben Schliff die von den beiden eben besprochenen Schichten (der „äußeren und inneren Blätterschicht“) begrenzte mittlere Kalkschicht. Man sieht hier im auffallenden Lichte keine Spur einer Bänderzeichnung, doch treten Andeutungen eines blätterigen Baues an vielen Stellen hervor, nur kehren die Plättchen offenbar dem Beschauer ihre Breitseite zu, wodurch die Schlifffläche hier und da ein eigentümlich schuppiges Aussehen gewinnt (Fig. 180 b). Dies Bild würde sich offenbar in einfachster Weise erklären, wenn wir auch dieser relativ dicken Mittelschicht der Schale eine gleiche Struktur zuschreiben dürften, wie der sie außen und innen begrenzenden Blätterschicht; nur müßte dann offenbar die Lage der mit den Breitseiten sich berührenden, wieder auf der Kante, und zwar senkrecht zur Schalenfläche stehenden Plättchen eine derartige sein, daß die Richtung ihrer Fläche sich mit jener der

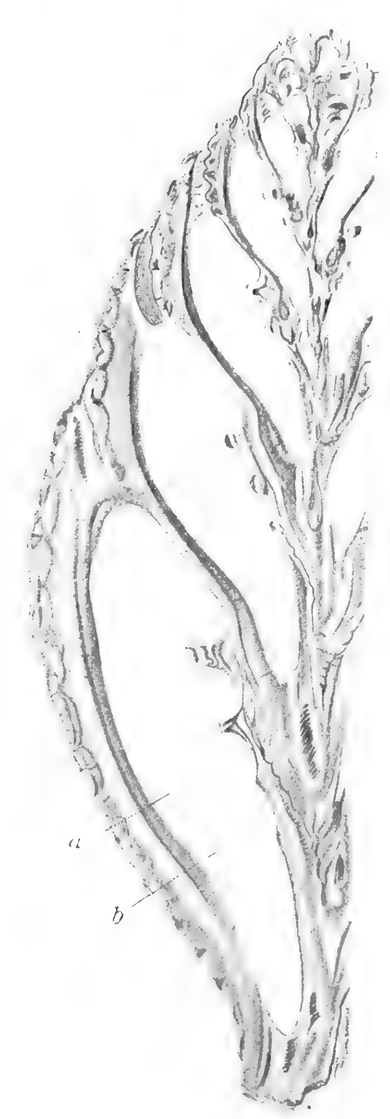


Fig. 180a. *Mitra cucumerina.* Hälfte eines durch die Spindelachse geführten Längsschnittes (10 mal vergrößert). Die drei Schichten sind deutlich zu sehen. Das Stück zwischen a und b ist in Fig. 180 b stark vergrößert dargestellt. (Nach BIEDERMANN.)

Elemente der äußeren und inneren Blätterschicht rechtwinklig kreuzt. Daß sich dies nun wirklich so verhält, zeigt auf den ersten Blick eine Schlifffläche, welche senkrecht zur Ebene der Schale gerichtet, einen Querschnitt derselben bloßlegt, dessen Ebene der Längsrichtung (Mittellinie) der Spiralwindungen resp. der Bänder parallel verläuft (Fig. 181). Man sieht dann sozusagen das Gegenstück zu dem vorhin geschilderten Bilde, indem nun die Mittelschicht in der Richtung der Verbindungslinie beider Schalenflächen schön gebändert erscheint, während die

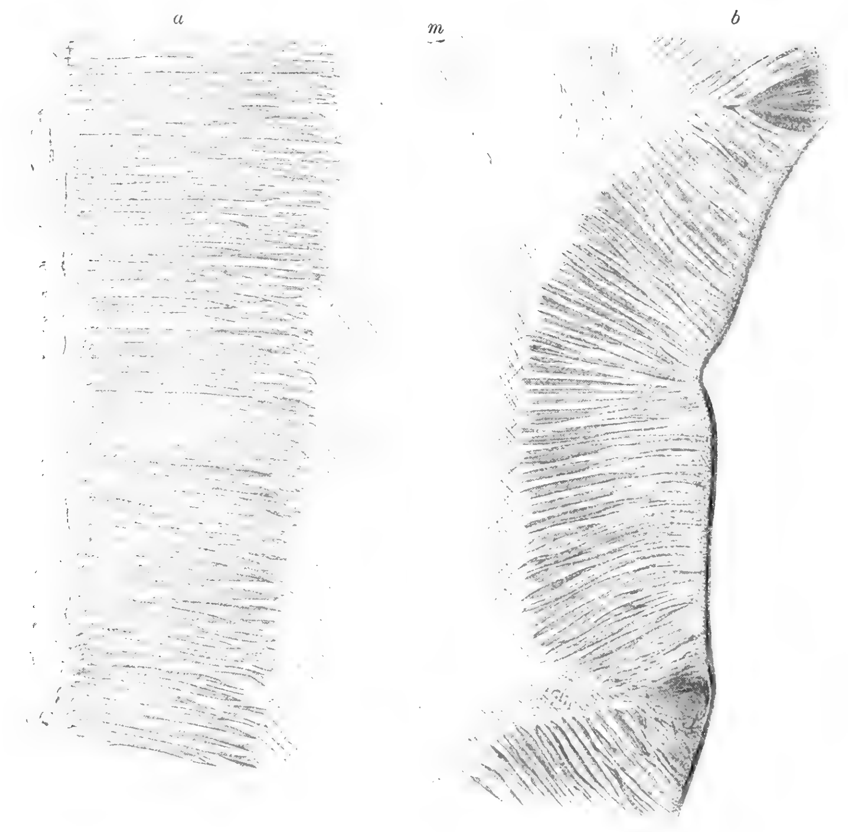


Fig. 180 b. *Mitra cucumerina.* Teil eines durch die Spindelachse geführten Längsschliffes der Schale (das Stück zwischen a und b der Fig. 180 a). Man erkennt deutlich die blätterige Struktur der äußeren (*a*) und inneren (*i*) Schicht. Die einzelnen Plättchen erscheinen hier von der Kante gesehen als schmale, abwechselnd hellere und dunklere Bänder, ganz ähnlich, wie auch in der Flächenansicht. In der mittleren Schicht (*m*), deren Elemente von der Fläche gesehen werden, treten die sich kreuzenden Kalkfasern benachbarter (d. h. übereinanderliegender) Plättchen deutlich hervor. (Nach Biedermann.)

äußere und innere Blätterschicht hier genau dasselbe Aussehen zeigt, wie jene auf dem Schnitt der Fig. 180.

Damit steht natürlich auch das Bild eines Flächenschliffes in Uebereinstimmung, wenn durch einen solchen die mittlere Schicht der Schale bloßgelegt wurde. Die abwechselnd helle und dunklere Bänderung verläuft hier nicht, wie auf Flächenschliff durch die äußere oder innere Blätterlage parallel zur Mittellinie der Spiralwindungen, also in der Richtung derselben, sondern stets senkrecht dazu, also

parallel zum Schalenrande, bzw. Anwachsstreifen. Im übrigen unterscheidet sich die Struktur der „mittleren Blätterschicht" in keiner Weise von jener der beiden Grenzschichten, so daß die Schale von *Mitra* als aus drei ihrem Bau nach gleichwertigen Kalklagen zusammengesetzt erscheint, von denen jede einzelne offenbar vollkommen den beiden inneren Blätterlagen von *Helix* entspricht.

Sind schon die eben erörterten Strukturverhältnisse geeignet, unser Erstaunen hervorzurufen, namentlich auch in Hinblick auf die unverkennbare Zweckmäßigkeit des ganzen komplizierten Baues mit Rücksicht auf die Festigkeit und Widerstandsfähigkeit der Gehäuse, so wächst die Bewunderung vor der Feinheit der hier offenbar vorliegenden Anpassungen an mechanische Verhältnisse noch sehr erheblich, wenn man die allerfeinste Struktur der einzelnen neben- und übereinander geschichteten Kalklamellen berücksichtigt.

Zu diesem Zwecke ist es durchaus erforderlich, ganz dünne Schalenschliffe im durchfallenden Lichte bei starker Vergrößerung zu untersuchen.

Betrachtet man die Mittelschicht in Fig. 180 b so erscheint schon bei schwacher Vergrößerung (Zeiss A oder C) die ganze Fläche von sich kreuzenden Streifensystemen durchzogen, die gegen die äußere und innere Begrenzungslinie des Schliffes unter einem Winkel von etwa 45° geneigt sind und sich selbst ziemlich genau unter einem rechten Winkel schneiden. Die Streifung ist eine sehr feine, doch sind die ihr zugrunde liegenden Fasern oder Fibrillen unverkennbar zu größeren Büscheln oder Bündeln gruppiert.

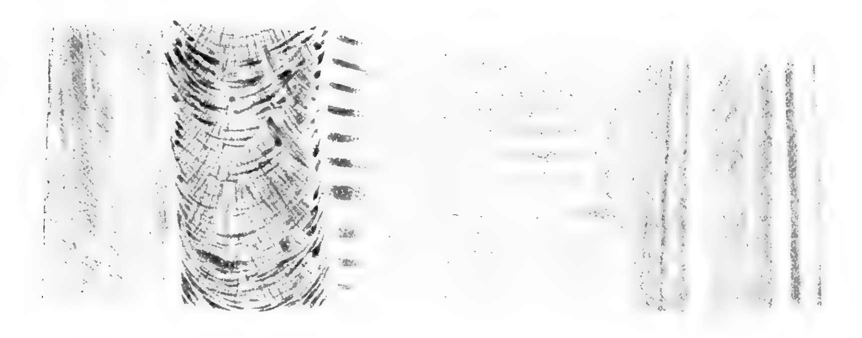


Fig. 181. *Oliva peruviana.* Querschliff durch die Schale parallel der Längsrichtung (Mittellinie) der Spiralwindungen. In der Mitte die mittlere Blätterschicht (*m* der Fig. 180 b), deren Elemente hier von der Kante gesehen werden, beiderseits begrenzt von der äußeren und inneren Blätterschicht, deren Elemente aber (im Gegensatz zu Fig. 180 b) von der Fläche sich darbieten. (Nach BIEDERMANN.)

Es wurde schon oben erwähnt, daß an ganz dünnen Stellen eines der Schalenebene parallel geführten Schliffes durch die innere Kalklage bei *Helix* eine feinfaserige Struktur der Bänder bei günstiger Beleuchtung sichtbar wird; indessen ließ sich über eine etwaige Verschiedenheit der Faserrichtung in benachbarten Bändern, wie sie auf Grund der Erscheinungen im polarisierten Lichte vorauszusetzen wäre, nichts Sicheres ausmachen. Dies gelingt nun sofort an jedem guten Dünnschliff einer dickeren Gastropodenschale. In Fig. 182 sind einige benachbarte querdurchschnittene Kalklamellen der äußeren Blätterschicht von *Mitra* aus dem vorerwähnten Präparat bei starker Vergrößerung im gewöhnlichen durchfallenden Licht dargestellt und man sieht, wie bei günstigstem Lichteinfall die hell erscheinenden Bänder eine zarte, aber überaus deutliche Längsstreifung erkennen lassen als Ausdruck ihrer Zusammensetzung aus feinsten der Bänderachse parallel verlaufenden Kalkfasern. Die zwischenliegenden dunkler aussehenden Bänder zeigen dagegen nicht minder

deutlich eine feine Punktierung, die ohne jeden Zweifel darauf zurückzuführen ist, daß hier gleichartige Kalkfasern, wie sie in den hellen Bändern der Länge nach getroffen wurden, im Querschnitt vorliegen. Es erscheinen, mit anderen Worten, die am Querschnitt der äußeren und inneren Blätterschicht hervortretenden hellen Bänder in der Ebene des Objekttisches gefasert, die dunkleren dagegen in einer dazu senkrechten, also der Achse des Mikroskopes parallelen Richtung. Da nun die Bänderzeichnung, wie gezeigt wurde, durch dünne Platten hervorgebracht wird, welche wie die Blätter eines aufgestellten Buches nebeneinander liegen, so müssen diese notwendig aus feinen Kalkfäserchen bestehen, deren Achsenrichtungen in je zwei sich unmittelbar berührenden Plättchen annähernd senkrecht zueinander stehen. Selbstverständlich werden jene Platten, deren Querschnitte längsfaserig erscheint, in einem der Schalenebene parallelen Schliffe punktiert aussehen und umgekehrt.

Auch damit ist nun aber die Kompliziertheit dieser Strukturen noch nicht erschöpft, und habe ich noch eines auf den ersten Blick sehr auffallenden Verhaltens der im Querschnitt der Schale punktiert erscheinenden, dunkleren Bänder zu gedenken. Wird der Schliff in eine solche Stellung gebracht, daß die Richtung der Querbänder dem vertikalen Durchmesser des Gesichtsfeldes entspricht, so erkennt man innerhalb der punktierten Bänder eine sehr deutliche Querstreifung (Fig. 182 b), welche offenbar als Ausdruck einer Gruppierung der Kalkfasern in flache Büschel oder Bündel anzusehen ist, die innerhalb jeder der Schalenebene parallel gefaserten Platte in der Richtung der langen Schmalseite übereinander geschichtet liegen. Eine gleiche Querstreifung würde an den im Querschnitt längsfaserigen Platten in einem parallel zur Schalenoberfläche geführten Schnitt zu erwarten sein.

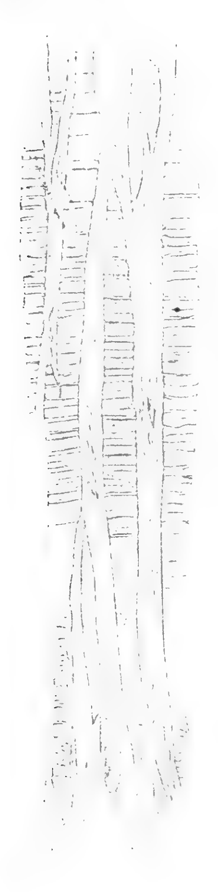
Das geschilderte zierliche Bild, welches leicht zu der irrtürmlichen Annahme quergeschichteter Prismen führen könnte, obschon natürlich im Grunde nicht die entfernteste Aehnlichkeit mit solchen vorliegt, gewinnt noch wesentlich an Deutlichkeit und Schönheit bei Untersuchung im polarisierten Lichte. Würden die Kalkfasern der einzelnen Platten innerhalb der beiden begrenzenden Blätterschichten untereinander parallel liegen und in je zwei benachbarten Platten genau rechtwinklig zueinander stehen, so würden, wenn man jedes einzelne Kalkfäserchen als ein doppelbrechendes Prisma betrachten darf, zwischen gekreuzten Nicols die längsfaserigen Plattenquerschnitte in vier verschiedenen Lagen hell und in vier anderen maximal dunkel erscheinen müssen, während die zwischenliegenden punktierten Plattenquerschnitte bei jeder Stellung des Schliffes dunkel bleiben würden. Dies ist an dem mir vorliegenden tadellos schönen Präparat von *Mitra* **nicht** der Fall, wohl aber findet sich, wie schon erwähnt, ein solches Verhalten bei Flächenschliffen durch die innere Schalenschicht (Blätterschicht) von *Helix*.

Wenn die Stelle des Präparates der *Mitra*-Schale, welche in Fig. 180 b dargestellt ist, zwischen gekreuzten Nicols so orientiert wird, daß die Richtung der Bänderung in der äußeren und inneren Schicht mit der Polarisationsebene des einen oder anderen Prismas zusammenfällt, so erscheinen sowohl die gefaserten wie die punktierten Bündel dunkel, die letzteren jedoch in merklich höherem Grade als die ersteren. In diesen sieht man allenthalben noch einzelne Fäserchen helleuchtend aufblitzen, so daß die fibrilläre Struktur nur um so deutlicher hervortritt. Steht die Längsachse der Bänder unter einem Winkel von etwa 45° geneigt, so herrscht das Maximum der Helligkeit, und zwar erscheinen die punktierten und die gestreiften Bänder annähernd gleich hell. Da dies auch an den allerdünnsten Stellen des Präparates der Fall ist, so können die Kalkfäserchen innerhalb der Platten, deren Querschnitte punktiert erscheinen, nicht wirklich genau senkrecht zur Ebene des Objekttisches orrientiert sein, sondern müssen einen gewissen Neigungswinkel besitzen. Der mir vorliegende Schliff ist stellenweise so dünn, daß im

polarisierten Licht die prachtvollsten Interferenzfarben hervortreten, wodurch namentlich die Struktur der Mittelschicht, in welcher die Kalkplättchen von der Fläche gesehen werden, außerordentlich an Deutlichkeit gewinnt. Man sieht unter diesen Umständen sowohl die Ränder der angeschliffenen Plättchen, wie deren fibrillären Bau in fast schematischer Klarheit. In einem Präparate (von *Murex*), ragten an einer Bruchstelle der äußeren Blätterschicht einzelne der äußerst feinen Kalkfäserchen ganz frei hervor. Man konnte sich hier überzeugen, daß in der Tat jedes sich optisch wie ein schmales doppelbrechendes Prisma verhielt und daher wenigstens im physikalischen Sinne als ein Kristallindividuum zu bezeichnen ist.



a



b

Fig. 182. a Teil der inneren und mittleren Blätterschicht aus dem Präparat der Fig. 180 b stark vergrößert. Die abwechselnde Längsfaserung und Punktierung der benachbarten Plättchen tritt sehr deutlich hervor, ebenso der Uebertritt von Kalkfibrillen aus einer in die andere Schicht. b Teil desselben Präparates bei schräger Beleuchtung gezeichnet, um die Querstreifung (Bündelbildung) innerhalb der punktierten Plättchen zu zeigen. (Nach BIEDERMANN.)

Da sich eine feinfaserige Struktur der Kalklamellen, welche, zu bestimmten Systemen gruppiert, die Gastropodenschalen in den genannten Fällen zusammensetzen, als eine allgemein verbreitete Eigentümlichkeit herausgestellt hat, so findet nun auch das oben erwähnte charakteristische Bild der Mittelschicht im Querschnitt der Schale von *Mitra* (ebenso bei *Murex*, *Oliva* u. a.), wo die Platten von der Breitseite gesehen werden, seine einfache Erklärung. Die doppelte Schrägstreifung, welche hier durch senkrecht sich durchschneidende Liniensysteme hervorgebracht wird, beruht offenbar auf einer entsprechend schrägen, etwa unter einem Winkel von 45° gegen die Längsachse jeder Platte geneigten

Faserung, deren Richtung aber in je zwei unmittelbar benachbarten Plättchen gegeneinander verwendet ist. Da nun ein solcher Schliff niemals nur eine Plattenlage trifft und da andererseits jedes einzelne Plättchen so dünn und durchsichtig ist, daß die Struktur des nächstdahinter gelegenen durchschimmert, so entsteht das Bild einer scheinbar in einer Ebene liegenden doppelten Schrägstreifung. Auch hier läßt sich an den meisten Stellen ganz deutlich eine Gruppierung der untereinander parallelen Fasern jeder Platte zu entsprechend schräg gelagerten Bündeln oder Büscheln konstatieren, wodurch wieder der Anschein einer Art von prismatischer Gliederung hervorgerufen wird.

Auf Grund der mitgeteilten Beobachtungen darf es wohl als erwiesen gelten, daß in einer sehr großen Anzahl von Fällen — ob allgemein verbreitet, muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben — den Gehäusen der Gastropoden, und zwar sowohl bei Land- wie Süßwasser- und marinen Formen, eine blättrige oder lamelläre Struktur zukommt, derart, daß die Schale in ihrer ganzen Dicke aus mehreren übereinander liegenden Systemen dünner Kalkplättchen besteht, welche wie die Blätter eines Buches parallel nebeneinander liegen und in allen Schichten auf der schmalen Kante stehen, so daß ihre Ebene immer senkrecht zur Ebene der Schale gerichtet ist. Die Ebenen der Plättchen bilden in benachbarten Schichten stets miteinander einen rechten Winkel. Niemals fällt die Ebene der Plättchen mit der Schalenfläche zusammen. Jedes einzelne Plättchen besteht wieder aus einer außerordentlich großen Zahl feinster Kalkfasern, deren Richtungen sich in je zwei unmittelbar benachbarten Elementen rechtwinklig kreuzen. Diese Kalkfasern verlaufen bei *Mitra*, *Oliva* und *Murex* sowohl in den Plättchen der beiden Grenzschichten (äußere und innere Blätterschicht) wie auch in den Elementen der Mittelschicht schräg unter einem Winkel von 45° geneigt.

Die Uebereinstimmung zwischen dieser Struktur der Schalen mariner Gastropodenformen und der inneren Blätterschicht eines *Helix*-Gehäuses kann füglich nicht bezweifelt werden. Aber man wird trotz des etwas abweichenden Aussehens auch den äußeren Schichten hier eine ganz analoge Struktur zuschreiben müssen, wie sich aus einer Vergleichung des optischen Verhaltens sofort ergibt.

Der wesentlichste Unterschied liegt nur in der Kürze der Plättchen und ihrer viel unregelmäßigeren welligen Form. Könnte noch ein Zweifel bezüglich der Zusammengehörigkeit von beiderlei Elementen bestehen, so wird er dadurch beseitigt, daß, wie später gezeigt werden soll, bei der Schalenregeneration alle Uebergänge zwischen den langgestreckten, von der Schmalseite gesehen, als Bänder erscheinenden Platten und jenen viel kürzeren Gebilden gefunden werden können, welche, von der Kante gesehen, wie verzweigte kleine Stalaktiten erscheinen. Es bleibt schließlich noch übrig, zu prüfen, ob und in welchem Maße die hier entwickelten Anschauungen bezüglich des feineren Baues der Gastropodenschalen mit den bisher darüber geäußerten Ansichten übereinstimmen. Als diejenige Arbeit, welche hier als die eigentlich grundlegende zu nennen ist, wird stets die meisterhafte Untersuchung G. Roses (147, 148) über den Bau der Schale von *Strombus gigas* gelten müssen. Aus früherer Zeit sind nur noch die Arbeiten des Grafen Bournon und jene Bowerbanks (l. c.) über den Schalenbau von *Cypraea mauritiana* zu erwähnen. Es

ergab sich, daß die Struktur der Gastropodenschalen eine zwar sehr verwickelte, im übrigen aber ziemlich gleichförmige ist. Im allgemeinen finden sich drei Schalenschichten, die aus denselben nur verschieden angeordneten Elementen bestehen. Jede Schicht besteht aus dünnen, auf den Kanten stehenden Kalkblättchen, die in der äußeren und inneren Schicht die gleiche Richtung, in der zwischen beiden gelegenen Mittelschicht dagegen eine zu jenen senkrechte Richtung besitzen. „Die sämtlichen Blätter aller drei Lagen bestehen nun wieder aus dünnen rechtwinkligen Prismen, die, in paralleler Richtung mit ihren Seitenflächen aneinander gereiht, die Dicke der Blätter ausmachen. Sie haben in je zwei aufeinander folgenden Blättern bei sämtlichen Lagen eine entgegengesetzte und aufeinander senkrechte Richtung“ (ROSE). Werden die Schichten in der Richtung der Hauptflächen der sie aufbauenden Blätter durchschnitten, so erhält man auf dem Schliffe Systeme von sich kreuzenden Linien, weil die Blätter sehr dünn und durchsichtig sind und weil die Richtung der Fasern in zwei benachbarten Blättern eine entgegengesetzte ist. Ganz anders ist das Bild eines Schliffes, der eine der Schichten senkrecht gegen die Fläche der Blätter und parallel der Längsrichtung der Fasern je zweier abwechselnden Schichten durchschneidet. Man sieht dann in den Blättern 1, 3, 5, 7 . . . die Prismen, respektive ihre Fasern längs getroffen, in den Blättern 2, 4, 6, 8 . . . aber quer geschnitten (EHRENBAUM). „Die Seitenflächen der Prismen sind glänzend, der Querbruch derselben matt; betrachtet man nun die schmalen Flächen der Blätter einer jeden Lage an den Stellen, wo der Bruch überhaupt parallel den Seitenflächen der Prismen gegangen ist, so erscheinen diese abwechselnd glänzend und matt“ (G. ROSE).

Sieht man davon ab, daß nach ROSE die einzelnen Blättchen aus wirklichen Prismen aufgebaut sein sollen, was sicher unzutreffend ist, so ergibt sich, wie man sofort erkennt, eine vollkommene Uebereinstimmung zwischen den Resultaten meiner eigenen Beobachtungen und den von ROSE vertretenen Anschauungen. Auch NATHUSIUS-KÖNIGSBORN, der in neuerer Zeit ausgedehnte Untersuchungen über Bau und Struktur der Molluskenschalen veröffentlicht hat, gelangte in wesentlichen zu den gleichen Ergebnissen wie ROSE. Auch er hebt hervor, daß „bei allen von ihm untersuchten Gastropoden (*Helix, Nerita, Buccinum, Mitra, Cypraea*) die Grundstruktur der Schale ein ähnliches Bild zeigt“. Immer besteht die Schale „aus ungefähr senkrecht auf die Flächen gestellten Blättern oder Platten, deren Flächen aber in den verschiedenen Schichten rechtwinklig zueinander gestellt sind. Es folgt ferner, daß diese Blätter durchweg dieselbe feinere Struktur haben, die Richtung der letzteren aber in den nebeneinander liegenden Blättern eine regelmäßig alternierende ist. Die zarte Streifung innerhalb des Querschnittes der Blätter gestattet, diese feinere Struktur nur als eine lamelläre oder als eine fibrilläre zu betrachten, und die verschiedenen Beleuchtungseffekte lassen sich nur bei Annahme der letzteren erklären.“ (NATHUSIUS, l. c. p. 51 f.)

Der Nachweis, daß das letztere Strukturelement der Kalkplättchen in Gastropodenschalen feinste Fasern oder Fibrillen sind, ist ein sehr wesentlicher Punkt, in welchem NATHUSIUS über ROSE hinausgeht und bezüglich dessen ich ihm durchaus beipflichten muß.

„Schon wenn Schalenstückchen ohne weitere Vorbereitung durch Zerdrücken zwischen harten Körpern gröblich zerkleinert werden, erhält man in größeren Fragmenten den Nachweis der plattenförmigen Struktur und findet unter den feinsten Trümmern Fasern oder Nädelchen. Noch bessere Resultate gibt das Mazerieren von Schalenstücken in einer so geringen Quantität verdünnter Essigsäure, daß sie zur vollständigen Auflösung des Kalkgehaltes ungenügend ist . . . . in den feinsten Fragmenten treten zahlreiche Nadeln oder Fasern von ziemlich gleichmäßiger, etwa 0,75—0,9 μ betragender Dicke auf.“

Nathusius-Königsborn hat ferner auch schon in vollkommen zutreffender Weise das abwechselnd streifige und punktierte Aussehen der nebeneinander liegenden, in geeigneter Richtung quer durchschnittenen Plättchen beschrieben und abgebildet (l. c. p. 52 und Taf. 4, Fig. 22 C) und bezieht dasselbe ganz richtig auf den gekreuzten Verlauf der Kalkfasern in je zwei benachbarten Plättchen. Das eigentümliche oben bereits geschilderte Verhalten der gebänderten Quer- oder Längsschnittsflächen jeder Blätterschicht im auffallenden Lichte, wobei in bestimmter Lage des Präparates die einzelnen Bänderzüge abwechselnd matt silberglänzend und völlig dunkel erscheinen, während nach Drehung um 180° die vorher hellen Streifen dunkel aussehen und umgekehrt, bezieht Nathusius auf das eben erwähnte Strukturverhältnis. „Die bei auffallendem Lichte dunkel erscheinenden Balken oder Querschnitte von Platten sind diejenigen, wo die Schlifffläche mit der Faserrichtung zusammenfällt, während diejenigen, wo die Fasern quergeschnitten werden, den matten Silberglanz zeigen."

Nathusius resumiert seine Resultate dahin, „daß die Struktur des Hauptteils der Schale bei den Gastropoden eine fibrilläre ist. Diese Fibrillen sind in senkrecht zu den Schalenflächen stehenden Platten vereinigt, die Fasern selbst stehen in Winkeln von ca. 45° zu den Schalenflächen, haben aber in den nebeneinander befindlichen Platten eine sich kreuzende Richtung und endlich ändert sich schicht-

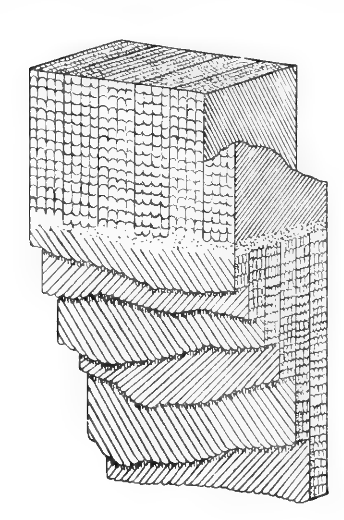


Fig. 183. Schematische Darstellung der Faserlagen der Gastropoden-Schale in den von ihnen gebildeten Platten. (Die Dimensionen sind insofern nicht der Wirklichkeit entsprechend, als die Platten eine weit größere Zahl von Fasern enthalten; die letzteren sind der Deutlichkeit wegen viel zu dick gezeichnet. Die mittlere Grenzlinie, wo die Fasern ihre Richtung ändern und umbiegen, ist nur punktiert angedeutet.) Auch ist die die abwechselnde verschiedene Zeichnung der Schmalseiten der Plättchen nicht wiedergegeben. (Nach Nathusius.)

weise auch die Stellung der Platten so um, daß die Flächen der oberen und der unteren Schicht Winkel von ca. 90° miteinander haben". Wie Rose hat auch Nathusius diese komplizierte Anordnung der Kalkfasern durch ein Schema erläutert (Fig. 183), welches in der Tat sehr geeignet ist dieselbe anschaulich zu machen.

Dabei ist aber wie in Roses Schema die wirkliche Struktur insofern vereinfacht dargestellt worden, als, wie schon früher erwähnt wurde, die einzelnen Platten sich vielfach spalten und verzweigen und demgemäß ineinander gesteckt und verkeilt sind, wie dies auf jedem Quer- und Flächenschliff ganz deutlich hervortritt. Besonders reichlich scheint diese Aufsplitterung der Platten in der Nähe der Grenze je zweier Plattensysteme (Schichten) zu sein, und es ist hier außerordentlich schwer, die ohne Zweifel vorhandenen Beziehungen der Kalkfasern benachbarter Blätterschichten genauer festzustellen. Wenn man an guten Dünnschliffen

eine solche Grenzzone bei genügend starker Vergrößerung untersucht, so kann man sich leicht überzeugen, daß die Fasern der einen Schicht in die benachbarte ausstrahlen (Fig. 182a), wie dies auch NATHUSIUS schon behauptet hat. Es scheint, wie er sagt (l. c. p. 54) wahrscheinlich, „daß die Platten aus einzelnen Balken (oben als Faserbüschel oder Bündel bezeichnet B.), deren Breite ungefähr der Dicke der Platten entspricht, bestehen und könnte es vielleicht sein, daß jeder Balken einer Platte der unteren Schicht die Fortsetzung je eines Balkens der sämtlichen Platten der oberen Schicht ist, konstruktiv unmöglich ist es aber, daß die einzelnen Balken diese Torsion nebeneinander und als ein ungetrenntes Ganzes vollführen“.

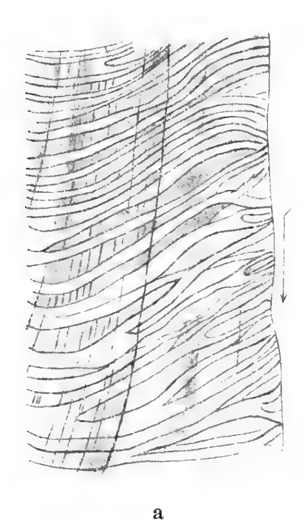
Ich habe durchaus den Eindruck gewonnen, daß unter entsprechendem Wechsel der Verlaufsrichtung die Fasern einer Schicht sich in die benachbarte fortsetzen. Es würde aber eine sehr mühevolle Untersuchung einer großen Zahl von Dünnschliffen der verschiedensten Richtung erfordern, wollte man hier die nötige Klarheit gewinnen.

Soviel ich sehe, war es zuerst v. GÜMBEL (69), welcher mit Rücksicht auf die besondere (blättrige) Struktur der Gastropoden- (und mancher Muschel-)Schalen die betreffende, von der Prismenlage der Lamellibranchier sowie der Perlmutterschicht gänzlich verschiedene Substanz, wegen ihrer äußerlichen Aehnlichkeit mit Porzellan oder Elfenbein, als Porzellan- oder Elfenbeinschicht zu bezeichnen vorschlug. In der Tat braucht man sich ja nur der als Porzellanschnecken in den Handel gebrachten Cypräen zu erinnern, um diesen Namen durchaus gerechtfertigt zu finden.

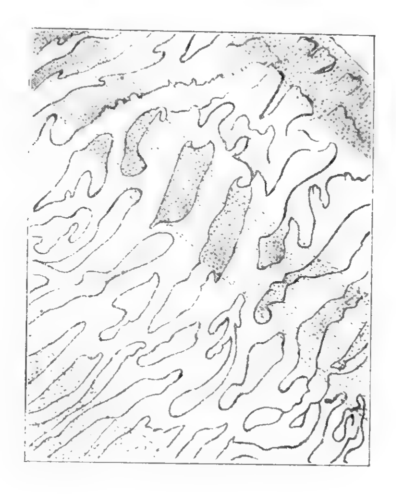
Nach v. GÜMBEL besteht die „Elfenbeinsubstanz“ „aus sehr feinen palisadenähnlichen, dichtgedrängten Nädelchen oder Fäserchen, in welche die sich senkrecht abspaltenden Schalenstückchen zerfallen, wenn man sie zerdrückt. Diese Nädelchen sind keine kristallartigen Prismen, sondern sie laufen mehr oder weniger spindelförmig aus und sind nur da, wo sie an einer neuen Schichtenlage absetzen oder an ein anderes System von Nädelchen angrenzen, senkrecht oder schief zu ihrer Längsrichtung abgeschnitten“ (v. GÜMBEL). Ihre Form hält v. GÜMBEL für bedingt „durch die ursprüngliche zellige oder zellenähnliche Ausbildung der tierischen Membranen, in deren Räumen der Kalk sich ablagerte“. Nach v. GÜMBEL sind abgesehen von der äußersten und innersten Oberflächenlage, in der Gastropodenschale nicht immer drei durch die Richtung der „Fasern“ bestimmt unterscheidbare Schichten nachweisbar, sondern er fand, „daß unter verschiedenen Richtungen geneigtfaserige oder senkrecht stehende Schichtensysteme vielfach miteinander wechseln“.

Es wurde schon oben angedeutet, daß die lamelläre „Elfenbeinsubstanz“ nicht ausschließlich den Gastropoden-Schalen zukommt, sondern sich, wiewohl nur in geringerer Verbreitung, auch bei Muscheln findet, worauf schon EHRENBAUM (l. c.) hingewiesen hat. Von besonderem Interesse in dieser Beziehung erwiesen sich die Schalen von *Cardium*, *Tellina* und *Scrobicularia*. Betrachtet man einen Querschliff von *Cardium edule* (Fig. 184a), der senkrecht auf die Anwachsstreifen in der Richtung vom Schloß nach dem Bauchrande zu geführt wurde, so erblickt man in der äußeren Schicht „ein System von schief längsgetroffenen feinfaserig gebauten Blättern, welches zwischen sich Raum läßt für ein zweites ebensolches System, dessen Fasern aber schief quergetroffen sind. Meist zeigen aber auch die Blätter sehr große Unregelmäßigkeiten; sie verlaufen nicht gerade, treten vielfach aus der Schlifffläche heraus oder erscheinen als mannigfach hin und her gebogene, mit Fortsätzen und Verzweigungen versehene Gebilde. Dieses Verhältnis tritt noch auffälliger hervor, wenn der Querschliff etwas schiefer oder fast der Schalenoberfläche parallel geführt wird.“ Man erhält dann die sonderbaren

Zeichnungen, welche Ehrenbaum in seiner Fig. 184 b von *Scrobicularia piperata* abgebildet hat. „Diese eigentümlichen Figuren, die auf Flächenansichten dünner Schalen in ganz gleicher, wenig regelmäßiger Form auftreten, sind es, die, wie Ehrenbaum bemerkt, bei schwächerer Vergrößerung auf Carpenter den Eindruck von spindelförmigen Zellen („fusiform cells") gemacht haben und die er in verschiedener Ausbildung bei sehr vielen Arten findet und mehrmals abbildet". Es sind diese Angaben Ehrenbaums wichtig, denn sie zeigen uns, daß die einzelnen Elemente einer sonst wohlentwickelten Blätterschicht ganz unregelmäßig gestaltet sein können. Daß ihnen demungeachtet die gleiche faserige oder fibrilläre Struktur zukommt, wie den regelmäßigeren Platten der Gastropodenschalen, ergibt sich aus der Untersuchung von Schliffen, die in einer auf den beiden vorhergehenden senkrechten Richtung ungefähr parallel zu den bogigen Anwachsstreifen geführt wurden. Solche, die Anwachsbogen tangierende Schnitte zeigen dann die Blätter der Schale von der Fläche. Diese erscheint wieder wie bei den Gastropoden schräg gestreift, und zwar „verlaufen wie dort die Fasern je zweier benachbarter Blätter allemal in entgegengesetzter Richtung, also präsentieren sie sich bei der Durchsichtigkeit der Blätter in gekreuzten Strichsystemen".



a



b

Fig. 184. a *Cardium edula.* Querschliff durch die äußere Substanz der Schale senkrecht zu den Anwachsstreifen und nahe dem Bauchrand der Schale. (Der Pfeil deutet nach dem Schalenrand.) b *Scrobicularia piperata.* Die äußere Schalensubstanz schief quergeschliffen, sodaß einzelne Teile fast parallel der Schalenoberfläche getroffen sind. (Nach Ehrenbaum.)

v. Gümbel (l. c.) betrachtet auch die oben beschriebene „kreidige" Schicht der Austerschalen als gleichwertig mit der „Elfenbeinsubstanz" der Gastropodenschalen, welche dort nur die Eigentümlichkeit hätte, „daß die Fäserchen senkrecht zur Schalenoberfläche stehen und infolge von Zersetzungen (? B.) stark angegriffen und halb verwittert sind".

Der besondere Charakter der „Elfenbeinsubstanz" der Gastropoden- und gewisser Muschelschalen prägt sich nicht nur in der geschilderten eigentümlichen und sehr verwickelten Struktur aus, sondern nicht minder auch in dem ganz verschiedenen Verhältnis zwischen an-

organischer und organischer Substanz. Sowohl die Perlmuttersubstanz, wie insbesondere die Prismenschicht der Lamellibranchier zeichnen sich durch einen verhältnismäßig sehr bedeutenden Gehalt an organischer Masse aus, was sich ja so deutlich beim Entkalken mit Säuren in dem Zurückbleiben eines noch die feinsten Strukturverhältnisse zeigenden (Conchiolin-)Gerüstes ausprägt. Ganz anders verhalten sich unter diesen Umständen Gastropodenschalen. Der organische Rest ist hier immer außerordentlich gering, und niemals läßt sich an demselben noch irgendetwas von der komplizierten Struktur der Schale erkennen. Nur an jugendlichen Schalen ist es etwas anders, und bleibt hier beispielsweise bei *Helix* eine ziemlich derbe gelblich gefärbte Membran zurück, welche aber lediglich den äußeren Schalenüberzug (das Periostracum) darstellt, an welches von innen her die Kalksubstanz angelagert wird. Eine sehr gute Beschreibung dieses organischen Schalenüberzuges bei *Helix* hat Nathusius-Königsborn (l. c. p. 56) geliefert. Ich komme auf diesen Punkt noch später bei Besprechung der Schalenbildung zurück.

Bringt man Stückchen der Kalkschichten von *Helix pomatia* in Essigsäure, so bleibt so gut wie nichts davon zurück, wenn aller Kalk gelöst ist. Ganz ebenso verhält es sich aber auch bei den dickschaligen marinen Gastropodenformen. Werden Stückchen der Schale von *Strombus* in einer so geringen Menge verdünnter Essigsäure mazeriert, daß sie zur vollständigen Auflösung des Kalkes ungenügend ist, so werden nach Nathusius „beim Zerdrücken der mürber gewordenen Schalenstücke zahlreiche Fragmente von ziemlich regelmäßiger rhomboëdrischer Form gefunden, sie entsprechen einzelnen Balken der Plättchen, welche auch in der Richtung der horizontalen Schichtung durch die Einwirkung der Säure zerfallen sind, ein Umstand, der darauf hinweist, daß diese Schichten durch einen verschiedenen Kalkgehalt oder durch eine verschiedene Angreifbarkeit desselben durch die Säure charakterisiert sind; in den feinsten Fragmenten aber treten zahlreiche Nadeln oder Fasern von ziemlich gleichmäßiger, etwa 0,75—0,9 μ betragender Dicke auf." (Nathusius, l. c. p. 52.)

„Verfolgt man ihre allmähliche Auflösung bei starker Vergrößerung in ganz schwacher Säure, so sieht man sie von den Enden aus verschwinden und dort die leise Andeutung eines von der Säure hinterlassenen organischen Substrates, das aber so ungemein zart oder in der Essigsäure so weit quellbar ist, daß seine Spuren nach vollständiger Auflösung der Nädelchen verschwunden sind. Auch bei Auflösung größerer Schalenstückchen in Essigsäure bleiben nur zweifelhafte Spuren eines organischen Rückstandes wahrnehmbar." (Nathusius.)

Da sich bei den Lamellibranchiern mit Bestimmtheit eine Verschiedenheit der äußeren Prismenschicht und der inneren Perlmutterlage in bezug auf die Natur des Calciumkarbonats herausgestellt hat, so erhebt sich auch für die Gehäuse der Gastropoden die Frage, ob der Kalk in denselben in Form von Kalkspat oder Aragonit abgelagert ist. Graf Bournon hielt seinerzeit die übereinander geschichteten Blättchen des *Strombus*-Gehäuses für Spaltungsflächen des Kalkspats; aber bei diesen beträgt, wie später Rose bemerkte „der

obere Winkel auf einer Spaltungsfläche 101° 55′, und die zwei anderen Spaltungsflächen machen mit der ersteren schiefe Winkel von 105° 5′. Bei den Blättern des *Strombus* betragen dagegen die entsprechenden Winkel alle 90° oder beinahe 90° und von der Struktur des Kalkspats ist in der Tat nichts zu sehen.“ Infolgedessen hält G. Rose die Struktur der Schale von *Strombus* für „offenbar organisch“, wiewohl sie aus verhältnismäßig sehr reiner kohlensaurer Kalkerde besteht und von organischer Substanz nur äußerst wenig (0,5—1 Proz.) enthält. Beim Glühen „wurden größere Stücke der Schale nur auf der glänzenden und glatten inneren Oberfläche etwas geschwärzt, auf dem Bruche gar nicht; die Stücke bersten etwas auf und dekrepitieren nur schwach. Kleine Stücke zerfallen in einzelne Splitter, die unter dem Mikroskop voller schwarzer Punkte, aber an den Rändern aufgeborsten erscheinen.“ (G. Rose.) Im übrigen scheint der Gehalt an organischer Substanz bei verschiedenen Gastropoden-Spezies auch ziemlich verschieden zu sein. Man findet eine tabellarische Zusammenstellung aller bisher vorliegenden Analysen in der schon mehrfach erwähnten großen Arbeit von Bütschli aus dem Jahre 1908 (30). Auf Grund der Meigenschen Reaktion darf man behaupten, daß, soweit die Untersuchungen reichen, der Kalk fast ausnahmslos in Form von Aragonit auftritt, was schon Rose auf Grund des hohen spezifischen Gewichtes vermutet hatte. Es steht damit auch in Uebereinstimmung, daß die voll entwickelten Schalen nur sehr wenig Calciumphosphat enthalten (vgl. Bütschli l. c.). Vermutlich dürfte es sich bei ganz jugendlichen Schalen resp. Schalenteilen ganz wesentlich anders verhalten.

2. Entstehung und Wachstum der Gastropodenschalen.

a) Das normale Schalenwachstum bei Helix.

Wenn man die wunderbar komplizierte Struktur der Gastropodengehäuse an guten Präparaten zu studieren Gelegenheit hat, so muß sich jedem sofort die Frage aufdrängen, wie ein derartiges, fast nur aus anorganischer Substanz bestehendes Gebilde als Erzeugnis lebendiger Zellen und zwar außerhalb derselben überhaupt zustande kommt und welcher Art die dabei beteiligten gestaltenden Prozesse sind. Man sieht aber auch auf den ersten Blick, daß es sich hier um Fragen handelt, noch ungleich verwickelter und schwieriger zu entscheiden, als jene, die sich bei Untersuchung der Bildungsgeschichte der Muschelschalen aufdrängen. Wie einfach erscheint der Bau einer *Pinna*- oder Anodonten-Schale im Vergleich zu der bewundernswerten Konstruktion eines *Strombus*- oder selbst nur eines *Helix*-Gehäuses.

Vielleicht liegt es in der scheinbaren Aussichtslosigkeit auf eine erfolgreiche Behandlung so schwieriger Fragen, daß die Zahl der Arbeiten auf diesem Gebiete der Sekretionsphysiologie bisher eine nur sehr beschränkte ist und daß theoretischen Erörterungen und Spekulationen hier seit jeher ein unverhältnismäßig größerer Raum gegönnt wurde, als wirklichen Untersuchungen.

Zum größten Teil mag aber die Vernachlässigung eines so aussichtsreichen Gebietes in dem geringen Interesse begründet sein, welches überhaupt physiologischen Problemen seitens der Zoologie

entgegengebracht wird. Es sind a priori zwei Wege denkbar, um das Geheimnis der Schalenbildung bei den Gastropoden zu ergründen, dieselben, die sich auch bei den Muscheln als gangbar erwiesen: einmal die Untersuchung des normalen Schalenwachstums und dann Versuche über Schalenregeneration. Was das erstere angeht, so fehlen leider noch vollkommen Beobachtungen über die allmähliche Entstehung der Strukturen bei der Entwicklung und dem Wachstum dickschaliger Meeresschnecken. Die Gehäuse von *Helix*, an denen ich selbst einige Beobachtungen machte, sind für den vorliegenden Zweck im ganzen recht wenig geeignet.

Sobald unsere einheimischen *Helix*-Arten ihre Winterquartiere verlassen und dann eine Zeitlang reichlich Nahrung aufgenommen haben, beginnen sie alsbald damit, ihr Gehäuse zu vergrößern, indem sie vom Schalenrande aus in unmittelbarer Kontinuität mit der alten Schale ein mehr oder weniger langes Stück neuer Schale bauen. Dieser Vorgang spielt sich während mehrerer Wochen ab und erstreckt sich bei *H. pomatia*, die etwas später mit dem Schalenbau beginnt, als andere Species derselben Gattung, bis in den Hochsommer hinein. Die neugebildete Schalensubstanz verrät sich sofort durch die größere Durchsichtigkeit und ihre elastische, weiche Beschaffenheit; sie erscheint deshalb, da die dunkel pigmentierte Manteloberfläche allenthalben durchschimmert viel dunkler als ältere Schalenteile und gibt dem Fingerdruck noch leicht nach. Erst ganz allmählich verdickt sich die Schale von innen her durch Neuauflagerung von Kalksubstanz und wird dann hart und unnachgibig.

Dies betrifft immer zuerst die dem alten Schalenrande zunächst liegenden und daher auch zuerst gebildeten Schalenteile, während eine ziemlich breite Zone des jungen Schalenrandes noch ganz weichhäutig und völlig kalkfrei erscheint. Es beginnt daher die normale Schalenbildung bei *Helix* ganz wie bei den Muscheln mit der Abscheidung eines zunächst außerordentlich zarten und weichen, nur aus organischer Substanz bestehenden Häutchens (Cuticula, Periostracum) durch bestimmte Epithelzellen des Mantelrandes, also als eine reine Cuticularbildung. Dies ergibt sich sehr deutlich aus der feineren Struktur dieses Häutchens, die man ohne Mühe untersuchen kann, wenn man einfach mit der Schere ein Stückchen der weichen Randzone einer im vollen Wachstum bebegriffenen *Helix*-Schale abschneidet und unter Wasserzusatz von der Fläche her bei starker Vergrößerung betrachtet. Man erkennt dann in der Regel leicht eine zarte polygonale Felderung der durchsichtigen Membran (Fig. 185 b), welche sich auf den ersten Blick als Abklatsch der freien Flächen des Mantelepithels verrät, mit welchem das Häutchen zu dieser Zeit ziemlich fest zusammenhängt, ohne daß jedoch von einer untrennbar festen Beziehung die Rede sein könnte, wie eine solche bei den Chitinhäuten der Arthropoden die Regel ist. Es sei noch bemerkt, daß der jüngste kalkfreie Rand der Cuticula (des Periostracums) nach Durchtränkung mit einer Lösung von $CuSO_4$, Auswaschen und Zusatz von NaOH oder KOH-Lauge sich intensiv violett färbt (Biuretreaktion); ältere Teile geben die Reaktion dagegen nicht mehr, was darauf hinzuweisen scheint, daß eine allmähliche chemische Umwandlung einer ursprünglich eiweißartigen Substanz in die eigentliche Cuticularmasse (Conchiolin?) stattfindet. Da die Ablagerung der ersten Kalkschichten bei den Schnecken wie bei den



Fig. 185. a Teil eines wachsenden Schalenrandes bei schwacher Vergrößerung. Am freien Rande (unten) Beginn der parallel nebeneinander verlaufenden Hohlrinnen mit den eingeschlossenen Fasersträngen. b Zwei solche Faserstränge stark vergrößert mit dazwischen liegender Epithelzeichnung des Periostracums. c Querschnitt durch den Mantelwulst von *Helix aspersa* (in der Periode des Schalenbaues). Man sicht die Falte (Tasche), in welcher das Periostracum entspringt. (a und b nach Biedermann, c nach Moynier de Villepoix.)

Muscheln unzweifelhaft vom Mantelrande aus erfolgt, so erscheint es notwendig, zunächst den histologischen Aufbau desselben etwas näher ins Auge zu fassen.

Betrachtet man einen Sagittalschnitt durch den Mantelrand von *Helix pomatia*, so zeigt derselbe von hinten her zunächst eine dunkel pigmentierte Zone, die aus hohem Zylinderepithel und einer darunter gelegenen Schicht tief schwarzer Pigmentzellen besteht; in der Nähe des Schalenrandes, also nach vorn hin, macht das Zylinderepithel einem hohen Drüsenepithel Platz, welches ein um den ganzen Mantelrand verlaufendes weißliches Band bildet (Fig. 185c). Die Drüsenzellen, welche nichts anderes sind als modifizierte Epithelzellen, sind langgestreckt und schmal, an ihrem inneren Ende beträchtlich angeschwollen und von gelblichen, stark lichtbrechenden Granulis erfüllt. Unmittelbar vor diesem weißlichen Band senkt sich das Epithel zu einer tiefen Rinne (Tasche) ein, welche schräg nach innen und hinten verläuft. Die Ränder dieser Tasche oder Falte, in welcher wie in der Mantelfalte der Muscheln das Periostracum entsteht, sind von hohen Zylinderzellen bekleidet, ihr Grund dagegen wird wieder von drüsenartig modifizierten Epithelzellen eingenommen, die stark lichtbrechende Körnchen enthalten. Nach vorn schließt sich an die Rinne ein ziemlich regelmäßiges Zylinderepithel an, in dem nun auch wieder die für die äußere Haut der Schnecken so charakteristischen einzelligen großen Schleim- und Kalkdrüsen auftreten, die in dem ganzen geschilderten Mantelbezirk, wie im Epithel des Eingeweidesackes durchaus fehlen. Nach TECHOW (167) besteht das Epithel der letzteren aus hohen, sehr schmalen Zylinderzellen mit rundlichen, zentral gelegenen Kernen. In den mittleren Partien weichen die Zellen häufig auseinander, wie dies auch RÖMER (145) von den Zellen des Mantelepithels der Muscheln beschreibt. Die äußeren Zellenden sind abgerundet und auffallend stark granuliert. In geringer Entfernung vom freien Zellende treten helle Vakuolen auf. Viel niedriger und mehr kubisch geformt sind die Zellen des Lungensackepithels. Becherzellen sind weder in diesem noch im Eingeweidesackepithel nachweisbar.

Der verschiedene Charakter der die Spalte des Mantelwulstes umgebenden bzw. auskleidenden Epithelzellen macht sich nur bemerkbar an jungen wachsenden Exemplaren von Schnecken. Die langgestreckten drüsigen Zellen der oberen Lippe des Spaltes (MOYNIERS „bandelette palléale") sind bei nicht wachsenden Individuen völlig verschwunden und das gewöhnliche Oberflächenepithel setzt sich bis zum Rande des schmalen Spaltes im Mantel ununterbrochen fort. Auch die den Spalt auskleidenden Zellen sind niedriger geworden und unterscheiden sich nicht wesentlich vom übrigen Mantelepithel, so daß der Spalt unter diesen Umständen nichts weiter darstellt als eine einfache Falte des Mantels, ohne spezialisierte Funktion der auskleidenden Zellen, die sich demnach nur zeitweise (d. h. zur Zeit des Wachstums) entwickelt.

Aus diesen Beobachtungen läßt sich schließen, daß die Bildung der Schale und des Periostracums bei Heliciden eine Funktion der Epithelzellen ist, welche teils die Mantelfläche, teils aber den Mantelwulst mit seiner taschenförmigen Spalte bekleiden, in deren Grund das Periostracum gebildet wird; daran schließen sich die drüsigen langen Epithelzellen der oberen Lippe des Spaltes (bandelette ou glande palléal MOYNIERS, 180—184), welchen die Bildung der äußeren Kalklagen obliegt; das dahinter gelegene Mantelepithel liefert das Pigment für die Schalenfärbung und lagert die inneren Kalkschichten ab. Sehr schön läßt sich die Bedeutung des hinter dem Randwulst gelegenen Mantelepithels für die Färbung der Schale an der dunkel

gebänderten *Helix nemoralis* erkennen. Hier sieht man die Bänderzeichnung an der Oberfläche des Mantels nach Wegbrechen der Schale sehr deutlich vorgezeichnet (vgl. Leydig, 101).

Aus allem Vorhergehenden ergibt sich zur Genüge, daß die eigentlichen „Schleim- und Kalkdrüsen", welche ja gerade am Mantelrande besonders mächtig entwickelt erscheinen, mit der Schalenbildung gar nichts zu tun haben. Darauf weist auch das verschiedene chemische Verhalten der typischen Kalkdrüsen der Haut und des drüsigen Epithels am Mantelrande hin. Die Granulationen des letzteren lösen sich in Säuren ohne Gasentwicklung, während die echten Kalkdrüsen aufbrausen. Die Bedeutung der letzteren liegt vor allem in der Bereitung des von rundlichen Kalkkörnchen ($CaCO_3$) reichlich durchsetzten zähen weißen oder gelblichen Schleimes, den die Schnecken bei stärkerer Reizung absondern.

Jeder Zweifel an der Bedeutungslosigkeit der Kalk- resp. Schleimdrüsen für die Schalenbildung wird endlich auch durch die Tatsache beseitigt, daß ja, wie allbekannt, Schalensubstanz, wenn auch nicht von ganz normaler Beschaffenheit, nach Verletzungen von jeder beliebigen Stelle des Eingeweidesackes gebildet werden kann. Ferner sei daran erinnert, daß es sich auch bei der als „Schalendrüse" bezeichneten Matrix der Embryonalschale lediglich um eine einfache Epithelschicht handelt. Endlich liefert der „Liebespfeil" der Heliciden ein sehr interessantes Beispiel eines geformten Sekretes, welches ebenfalls von Zellen erzeugt wird, deren Form und Anordnung durchaus den gewöhnlichen Epithelcharakter zeigt.

Was nun das erste Auftreten von Kalk betrifft, so erscheint im gewöhnlichen durchfallenden Licht die äußerste Grenze der Kalkschicht gekennzeichnet durch sehr kleine, rundliche Scheibchen, die zunächst außerordentlich blaß und schwach lichtbrechend sind. Sie liegen dicht beieinander und wachsen in der Folge sowohl in die Fläche wie insbesondere auch in die Dicke, bis schließlich eine zusammenhängende Schicht entsteht (Fig. 186a).

Viel günstiger als am wachsenden Schalenrande älterer Schnecken liegen die Verhältnisse bei ganz jugendlichen Individuen unmittelbar nach oder noch vor dem Ausschlüpfen aus dem Ei. Fig. 186b zeigt den jüngsten Rand der Kalkschicht des Gehäuses eines der Eischale entnommenen Exemplares von *Helix pomatia*. Man sieht, daß auch hier zunächst deutlich voneinander getrennte Plättchen angelegt werden, deren Dimensionen nur unverhältnismäßig größer sind, als am wachsenden Schalenrand älterer Individuen. Es sind rundliche, aber nicht genau kreisförmig begrenzte, rosettenförmige Gebilde, welche bei starker Vergrößerung untersucht eine sehr eigentümliche Struktur erkennen lassen. Bekommt man sie an einzelnen Stellen am äußersten Rand des Präparates im Profil zu Gesicht, so überzeugt man sich leicht von der flach-napfförmigen Gestalt der von der freien Fläche her etwas eingedrückten Kalkplättchen. Jedes derselben zeigt bei mittlerer Einstellung auf die Fläche einen anscheinend dichteren, hellen Kern und eine dunklere Randzone, welche letztere ein ganz eigentümliches, sozusagen poröses Aussehen zeigt, indem Teile von sehr verschiedenem Lichtbrechungsvermögen in ganz unregelmäßiger Weise miteinander abwechseln. Dunkle und ganz helle Punkte und Strichelchen, die manchmal eine ziemlich deutliche radiäre Anordnung erkennen lassen, geben dem Rande ein Aussehen, als wechselten Lücken mit festen Substanzpartien ab.

In einiger Entfernung vom äußersten Rande der jungen Kalkschicht verschmelzen

die einzelnen Plättchen völlig miteinander, doch bleiben die Grenzen zunächst noch deutlich sichtbar in Form ziemlich breiter, heller Linien, durch welche im Verein mit den zentralen hellen Kernflecken die ganze Schicht einer einfachen Lage von Plattenepithel, wenigstens bei einer gewissen Einstellung, sehr ähnlich wird. Diese Aehnlichkeit wird noch dadurch gesteigert, daß die einzelnen Plättchen sich gegeneinander mehr oder weniger polygonal abplatten. Eine sehr auffallende Tatsache ist die zunehmende Verkleinerung der Plättchen in den etwas älteren Teilen der Schale; in dem Maße wie die Plättchen sich dicht zusammenschließen wird der Rand schmäler, so daß bei tiefer Einstellung die hellen Kernflecke sich fast unmittelbar berühren. Das ganze Bild dieser primären Kalkschicht wird aber schon in geringer Entfernung von Rande sehr undeutlich, indem sich eine neugebildete Lage zartfaserigen Kalkes darüberlegt.

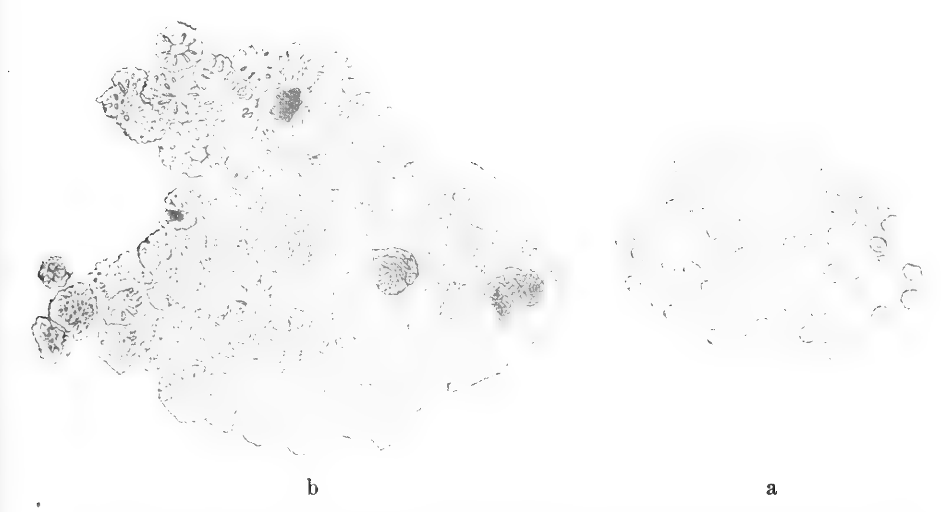


Fig. 186. *Helix pomatia.* a Erster Beginn der Kalkablagerung am wachsenden Schalenrande. b Teil vom Schalenrande eines ganz jungen dem Ei entnommenen Exemplares; Scheibchen aus Calciumphosphat. Die dunklen Schollen bestehen aus $CaCO_3$. (Nach BIEDERMANN.)

Untersucht man ein geeignetes Präparat im polarisierten Licht, so fällt sofort auf, daß nicht nur der kalkfreie Rand des Periostracums, sondern auch noch die Plättchenschicht zwischen gekreuzten Nicols bei jeder Lage vollkommen dunkel bleibt und daher anscheinend einfachbrechend ist. Es kann sich also auch nicht wohl um kohlensauren Kalk handeln, denn in diesem Falle wäre das Auftreten von Sphäritenkreuzen oder doch eine teilweise Aufhellung der Kalkgebilde zu erwarten gewesen. Die mikrochemische Prüfung gibt hierüber sehr bald Aufschluß und zwar ganz in dem eben angedeuteten Sinne. Bei Zusatz irgendeiner Säure lösen sich die Plättchen rasch und vollkommen auf, ohne daß sich auch nur die geringste Spur einer Gasentwicklung erkennen ließe. Sie stimmen in dieser Beziehung vollkommen überein mit den jüngsten Prismenanlagen der Lamellibranchier (wenigstens der Najaden), solange dieselben noch nicht doppeltbrechend sind.

Von besonderem Interesse ist das Verhalten der „Plättchenschicht" des jungen wachsenden Schalenrandes von *Helix* bei Zusatz von

Alkalien. Kalilauge bewirkt schon nach wenigen Minuten die Entstehung zahlreicher sechseckiger Plättchen jenes Doppelsalzes aus Calciumkarbonat und kohlensaurem Kali ($3\,CaCO_3 + 2\,K_2CO_3 + 6\,H_2O$), welches unter gleichen Umständen auch aus Kalkschwammnadeln und anderen Kalkgebilden entsteht (vergl. BÜTSCHLI, 27, p. 290). Da ferner bei Zusatz von Ammoniummolybdat (in HNO_3 gelöst), sehr schöne gelbe Kristalle von Ammoniumphosphomolybdat ausfallen, so darf man wohl mit Bestimmtheit behaupten, daß die zuerst abgelagerten Kalkgebilde der jungen Schale in der Hauptsache nicht aus kohlensaurem, sondern aus phosphorsaurem Kalk bestehen.

Es wurde schon erwähnt, daß sich in einiger Entfernung vom Rande über die Phosphatplättchen eine Schicht feinfaserigen Kalkes legt. Zwischen gekreuzten Nicols sieht man diese „Faserschicht" zunächst nur ganz schwach aufleuchten; weiterhin wird die Doppelbrechung und damit die Helligkeit stärker und man erkennt nun auch ganz deutlich, wie sich aus der zunächst ziemlich gleichförmigen, matt schimmernden Fasermasse jene für die äußerste Schalenlage von *Helix* so charakteristischen faserigen Kalkformen differenzieren. Dieselben sind anfangs sehr klein, jede folgende Zone zeigt sie dann weiter entwickelt, länger, reicher verzweigt und zugleich stärker doppeltbrechend. Viel schwieriger läßt sich schon die Entstehung der nächstfolgenden, etwas weiter vom Rande entfernt beginnenden, inneren „Stalaktitenlage" (Mittelschicht) verfolgen, da ihre ersten Anfänge nur undeutlich zu erkennen sind, indem die äußere Stalaktitenschicht mit ihren dem Windungsverlauf des Gehäuses parallelen Elementen bei Betrachtung von außen her darüber liegt. Man sieht nur, daß die fertig entwickelten Stalaktiten, deren Richtung die der primär angelegten ziemlich rechtwinklig kreuzt, wie diese aus sehr kleinen, zunächst rundlichen Scheibchen hervorgehen, die sich bald in der entsprechenden Richtung strecken und dann immer mehr in die Länge wachsen. Viel besser als bei *Helix* läßt sich diese zunehmende Vergrößerung und Streckung ursprünglich rundlicher Gebilde an der inneren Schicht junger *Limnaeus*-Schalen beobachten. Hier sind die einzelnen Elemente wie die Steine eines Geduldspieles zackig ineinander gefügt und man kann mit einem Blick die ganze Reihenfolge der Entwicklung überschauen. Die schließliche Ausgestaltung zu langgestreckten verzweigten Kalkkörpern ist zweifellos als ein Vorgang anzusehen, der im Wachsen von Kristallen seine nächste Analogie findet.

b) Die Schalenregeneration.

Viel wichtigere Resultate lieferte die Untersuchung der Schalenregeneration. Bekanntlich hat schon RÉAUMUR (141, 143) solche Regenerationsversuche angestellt. Er brach aus der Schale von *Helix*-Arten kleine Stücke heraus und legte an diesen Stellen Läppchen feinen Leders auf das Tier: neue Schalensubstanz bildete sich unter diesen Läppchen, also zwischen ihnen und der Mantelfläche des Tieres und konnte also nicht von außen hinzugetreten, noch auch durch ein Wachstum der alten Schale erzeugt sein. Hierauf gestützt faßte RÉAUMUR die Schale als eine Exkretion der Mantelfläche, besonders des Mantelrandes auf, die, einmal gebildet, wie ein toter unorganisierter Körper auf dem Tiere liegt. Eine genauere histologische Untersuchung solcher regenerierter Schalenteile fehlte bis auf die allerneueste Zeit gänzlich und sind eigentlich nur die Angaben von MOYNIER

de Villepoix (182, 183) über Schalenregeneration bei *Anodonta* und bei *Helix aspersa* zu nennen, auf die ich im folgenden noch wiederholt zurückkommen werde. Eine 1898 erschienene Arbeit von G. Paravicini war ich leider ebensowenig in der Lage einsehen zu können, wie Stempell, der dieselbe in seiner verdienstvollen Literaturübersicht (Biol. Ctbl., Bd. 20, 1900, p. 741) zitiert.

Bei *Helix aspersa* fand Moynier die bloßgelegte Manteloberfläche nach etwa 24 Stunden bedeckt mit einem Häutchen „une membrane blanchâtre, dont la surface interne se montre couverte d'une grande quantité de cristaux rhomboédriques de carbonate de chaux. . . . . Aussitot après l'ablation du test, la partie denudée du manteau, d'abord mate, devient en quelques minutes luisante et comme lubrifiée et, au bout de très peu de temps, il est possible d'en enlever une pellicule organique extrêmement mince qu'on ne peut étaler qu'en la faisant flotter dans une liquide. Cette pellicule est couverte de cristaux rhomboédriques entremêlés de globules sphériques et elliptiques. A la lumière polarisée les uns comme les autres demeurent brillants après l'extinction et prennent de teintes irisées. Sous un grossissement considérable les globules présentent nettement la structure des sphéro-cristaux.“ Die organische Grundlage der neugebildeten Kalkschicht fand Moynier so zart, daß sie überhaupt nur durch Tinktionsmittel sichtbar zu machen war. Die Bildung eines solchen mit kleinen Sphäriten besäten Häutchens begann bei *Helix aspersa* schon 50 bis 60 Minuten nach Bloßlegen der Manteloberfläche. Wesentlich langsamer vollzieht sich der Vorgang bei *Helix pomatia*, auch scheint hier die Bildung regelmäßiger rhomboëdrischer Kalkkristalle viel seltener zu sein. Moynier vermißte sie gänzlich und auch mir sind sie nur ein paarmal vorgekommen.

Später hat dann noch Gräfin Maria v. Linden (104), offenbar ohne Moyniers Arbeiten zu kennen, einige ziemlich unwesentliche Angaben über Schalenregeneration bei *Helix*-Arten gemacht. Auch sie beobachtete die rasche Bildung eines Häutchens, „welches jedoch noch wenig Kalk enthielt. Zuerst wurde derselbe in Form von kleinen Körnern an den Bruchrändern und an der Unterseite des Mantels (? B.), wo wenig starke Gefäße verlaufen, abgeschieden. Am 2. Tage war schon der ganze Mantel von einer dicht mit Kalk inkrustierten Haut überdeckt, die über der Pulmonalvene am weichsten war. Eine Cuticula wurde nur von dem vordersten Teil des Mantels abgesondert“ (l. c. p. 303). Diese letztere Tatsache, welche sehr klar zeigt, daß nur bestimmte Zellen des Mantelrandes imstande sind, das organische Bildungsmaterial für das Periostracum zu liefern, wurde auch schon von Moynier de Villepoix beobachtet (l. c. p. 649) und ich habe mich selbst des öfteren davon überzeugt. Niemals wird vom Epithel der Manteloberfläche Cuticularsubstanz mit den Eigenschaften des normalen Periostracums abgeschieden und es ist daher auch das überaus zarte Häutchen, welches an verletzten Schalenstellen der Sphäritenbildung voraufgeht, keineswegs mit der Cuticula des normalen wachsenden Schalenrandes zu vergleichen.

Meine eigenen Versuche beziehen sich auf *Helix pomatia*. Bricht man bei einer ausgewachsenen Schnecke im Frühsommer zur Zeit der energischsten Lebenstätigkeit in einiger Entfernung vom Rande ein Stück der Schale aus, so bedeckt sich schon nach wenigen Stunden die bloßliegende Manteloberfläche mit einem zunächst ganz zarten

und weichen Häutchen, welches jeder Form und Lageveränderung des Mantels folgt und nur ganz lose aufliegt. Entfernt man es möglichst langsam und entfaltet es nach Tunlichkeit in Wasser, so überzeugt man sich sofort schon bei schwacher Vergrößerung, daß das Häutchen, welches außerordentlich leicht einreißt, nicht bloß aus organischer Substanz besteht, sondern Kalkkörperchen teils einzeln, teils in Gruppen vereint in großer Zahl eingelagert enthält. Dieselben zeigen außerordentlich verschiedene Form und Größe, charakterisieren sich aber in ihrer Gesamtheit als Sphäriten.

Fig. 187. *Helix pomatia*. Sphäritenbildungen von einer Schalenverletzung (vergl. Text).

Um das erste Auftreten dieser im wesentlichen aus Calciumkarbonat bestehenden Gebilde genauer untersuchen zu können, empfiehlt es sich, ihre Bildung nicht an der freien Manteloberfläche, sondern an der Innenfläche eines über die Schalenlücke gedeckten Glasplättchens geschehen zu lassen. Ich benützte in der Regel konvex gekrümmte ganz dünne Lamellen, wie sie durch Zerblasen einer ganz dünnen Glaskugel leicht gewonnen werden. Die Ränder lassen sich ohne Schwierigkeit an der Außenfläche der Schale luftdicht ankitten, so daß ein durchsichtiger künstlicher Verschluß der Schalenlücke gebildet wird, an dessen Innenfläche nun die Kalkablagerung stattfindet. Beim späteren Abheben des Glasplättchens löst sich zwar zum Teil die Kalkdecke, gerade die jüngsten Partien haften aber so fest, daß sie in normaler Lage fixiert werden können. An solchen Stellen sieht das Glasplättchen wie behaucht aus; bei stärkerer Vergrößerung erkennt man am äußersten Rande einer solchen Sphäritenkolonie winzige, an der Grenze der Sichtbarkeit stehende rundliche oder längliche Körperchen, die dann allmählich zu spitzweckigen Formen auswachsen. Ich habe unter den ersten Entwicklungsstadien kaum jemals kreisrunde (scheibenförmige oder kugelige) Sphäriten gefunden. Auch wenn die Kalkkörper schon eine ziemlich beträchtliche Größe erreicht haben, zeigen sie noch immer die Form von Doppelsemmeln, in der Mitte etwas eingeschnürt, an beiden Enden stumpf abgerundet. Indem dann schließlich die mediane Einschnürung tiefer einschneidet, die beiden Hälften aber sich immer mehr verbreitern und fächerartig entfalten, entstehen schließlich Formen, wie sie in Fig. 187 dargestellt sind, welche ihre Sphäritennatur durch eine zarte radiäre Streifung schon im gewöhnlichen Lichte verraten.

Untersucht man im polarisierten Lichte zwischen gekreuzten Nicols, so erscheinen alle die genannten Körperchen hellleuchtend auf dem dunklen Grunde des Gesichtsfeldes, wenn ihre Längsachse mit den Polarisationsebenen einen Winkel von 45° bildet.

Indem sich zwischen und über den zuerst gebildeten sphäritischen Körperchen später immer neue entwickeln, entsteht schließlich eine völlig zusammenhängende Kalkschicht, in welcher zahllose kleine Sphäriten ganz regellos durcheinander liegen, als selbständige Individuen noch leicht erkennbar. Zwischen gekreuzten Nicols wird der

Anschein einer gewissen Regelmäßigkeit der Gruppierung dadurch hervorgerufen, daß bei jeder Lage des Präparates immer nur diejenigen Körperchen leuchtend hervortreten, deren lange Achsen entweder nach der einen oder anderen Seite unter einem Winkel von 45° geneigt sind.

Es entsteht auf diese Weise der Eindruck eines netzartigen Gefüges von rechtwinklig zueinander gelagerten Sphäriten.

Bricht man bei einer „bauenden" *Helix pomatia* ein Stück des Schalenrandes heraus oder löst man den ganzen neugebildeten Rand ab, so erfolgt ebenfalls zunächst eine sozusagen irreguläre Ablagerung von Kalkkarbonat in Form von sehr verschieden gestalteten kleinen und kleinsten Sphäriten. Dieselben sind häufig ganz regelmäßig kreisrund und liegen an manchen Stellen so dicht beisammen, daß sie eine fast geschlossene Schicht bilden. Im dunklen Gesichtsfeld des Polarisationsmikroskopes bieten solche Partien ein wunderbar zierliches Bild dar. Viel häufiger entstehen dadurch, daß die einzelnen Sphäriten sich durch gegenseitige Berührung in ihrer Formentwicklung beeinflussen, mannigfach deformierte Kalkgebilde, die aber ihren späritischen Charakter noch ganz unverkennbar durch vielfach verzerrte und lückenhafte Kreuzfiguren bei Untersuchung im polarisierten Lichte verraten. Oft sieht eine solche neugebildete Kalkschicht aus wie ein Trümmerfeld zahlloser, wirr durcheinander geworfener kleiner Kalkscheibchen von ganz unregelmäßiger Gestalt. Die Größe derselben wechselt innerhalb außerordentlich weiter Grenzen. Während an solchen Stellen (deren kompliziertes Gefüge läßt sich durch die Zeichnung kaum wiedergeben) die Verschiedenheit der feineren Struktur der neuen Kalkschicht von jener der normal gebildeten primären Stalaktitenlage auf den ersten Blick hervorsticht, hat man es an anderen Stellen desselben Präparates unzweifelhaft mit solchen normalen Kalkgebilden zu tun. Ob das eine oder das andere der Fall ist, hängt offenbar in erster Linie davon ab, welcher Teil des Mantelrandes bei der Bildung der betreffenden Schalenpartie beteiligt war. Stets erfolgt, wenn es sich um eine Ausbesserung des Gehäuserandes handelt, bei welcher naturgemäß der Mantelwulst die wesentlichste Rolle spielt, nicht nur eine Neubildung der Kalkschicht, sondern vor allem auch eine solche des Periostracums, an dessen Innenfläche jene erst abgelagert wird.

Untersucht man eine etwas ältere Kalkschicht, wie sie sich im Verlauf von etwa 2—4 Tagen als schon ziemlich feste Decke über einer Bruchöffnung der Schale bildet, so findet man dieselbe nicht in allen Fällen gleich gebaut. Es richtet sich das Aussehen der äußersten Lage im wesentlichen danach, ob das Tier während der Bildung der jungen Kalkschicht ruhig und ungestört blieb oder ob durch heftigere Bewegungen der Manteloberfläche wiederholte Knickungen und Brüche mit immer neuen Ausbesserungen erfolgten. In diesem Falle macht das ganze Gefüge an der Oberfläche den Eindruck eines wirren Trümmerhaufens von Kalkschollen verschiedenster Größe und Gestalt, die bisweilen eine deutlich kristallinisch-plattige Struktur erkennen lassen und an vielen Stellen von großen vereinzelten oder gruppenweise zusammenliegenden Sphäriten unterbrochen werden. Bei möglichst ungestörter Ruhe des „bauenden" Tieres bildet sich dann regelmäßig eine vollkommen zusammenhängende Lage von zum

Teil sehr großen Sphäriten, von denen meist jedes einzelne Individuum einen dunkleren, gelblich gefärbten Kern zeigt, um den sich schalenförmig konzentrische Schichten lagern. Solange die aus zahllosen radiär angeordneten Kalknadeln bestehenden Sphäriten noch isoliert liegen und verhältnismäßig dünne kreisrunde Scheiben darstellen, zeigen sie im dunklen Gesichtsfeld des Polarisationsmikroskopes oft prachtvolle Farbenringe, durchsetzt von dem charakteristischen gleicharmigen dunklen Kreuz. Später bei fortschreitendem Dickenwachstum sieht man außer diesem letzteren nur noch ein System schwarzer Ringe, welche der konzentrischen Schichtung entsprechen (Fig. 188).

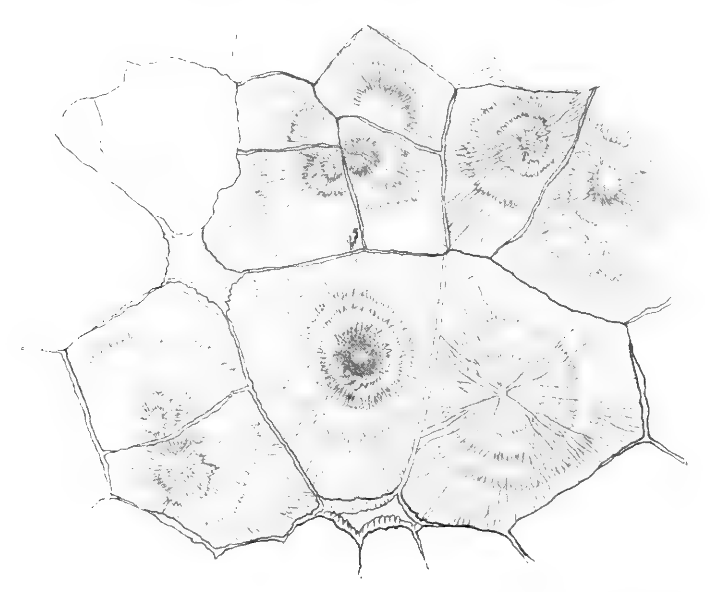


Fig. 188. *Helix pomatia.* Mosaik großer, gegeneinander abgeplatteter Sphäriten in der zuerst gebildeten Deckschicht einer Schalenverletzung. (Nach BIEDERMANN.)

Wie sich bei der Entwicklung der Prismenschicht der Lamellibranchierschalen die zuerst angelegten kreisrunden Sphäriten in der Folge durch gegenseitigen Druck polygonal abplatten, so geschieht es auch innerhalb der bei der Schalenregeneration gebildeten oberflächlichen Sphäritenschicht, nur sind die einzelnen Elemente hier ungleich größer als in jenem Falle. Es entsteht auf diese Weise durch dichte Aneinanderlagerung und gegenseitige Abplattung großer wie Mauersteine zusammengefügter sphäritischer Kalkkörper ein verhältnismäßig sehr fester Verschluß der Schalenlücke.

Wie bei den Lamellibranchiern der innere Perlmutterüberzug als ein Absonderungsprodukt fast des gesamten Mantelepithels jenseits der prismenbildenden Randzone zu betrachten ist, so ist zweifellos auch die farblose, innere Blätterschicht des Heliciden-Gehäuses als ein normales Erzeugnis des Mantelepithels aufzufassen. Die Sphäritenmosaik einer ausgebesserten Bruchstelle würde dann allerdings nur als ein sozusagen pathologisches Produkt anzusehen sein und man dürfte erwarten, daß unter günstigeren Bedingungen sich vielleicht die Struktur der neugebildeten Kalkschicht mehr

jener der normalen Innenschicht nähern würde. Ich habe mir anfangs alle erdenkliche Mühe gegeben, durch Herstellung eines möglichst passenden Verschlusses der Bruchöffnung aus Glas oder Celloïdin das gewünschte Ziel zu erreichen. Doch glückte es unter keinen Umständen, die Entstehung einer primären Sphäritenschicht zu verhindern. Erst als ich mich der Untersuchung *älterer* geflickter Schalenstellen zuwandte, zeigte sich gleich im ersten Falle an einem seit 3 Wochen neugebildeten Stück eine vollkommen normal entwickelte Innenschicht mit der charakteristischen Bänderzeichnung in der Flächenansicht. Die innere Oberfläche des Gehäuses war an der ausgebesserten Stelle spiegelglatt und glänzend, wie es auch sonst an frischen Schalen der Fall ist, und keine Nahtlinie verriet hier auch nur andeutungsweise die Grenze zwischen der alten Schale und dem neu eingesetzten Stück. Dagegen hob sich an der Außenseite des Gehäuses die geflickte Stelle durch Farbe und Oberflächenbeschaffenheit auf das allerschärfste von der Umgebung ab.

Ich habe in der Folge oft Gelegenheit gehabt, diese Beobachtung zu bestätigen und darf es als eine völlig sichere Tatsache bezeichnen, daß *unter dem Schutze der in jedem Falle an einer verletzten Stelle zunächst gebildeten sphäritisch gebauten Deckschicht schließlich eine innere Kalklage von ganz normaler Struktur abgesetzt wird* (Blätterschicht). *Es erfolgt dies jedoch nicht unvermittelt, sondern ganz allmählich unter langsamer Umbildung von ebenfalls sphäritisch gebauten Kalkkörpern, welche sich in geschlossener Schicht und regelmäßiger Anordnung unter der primären Sphäritenlage und mit dieser in Zusammenhang bilden.*

Die ersten Anfänge machen sich schon früh bemerkbar, zu einer Zeit, wo die Kalkdecke der Bruchöffnung noch so dünn ist, daß sie ohne weitere Vorbereitung im durchfallenden Lichte untersucht werden kann. Man erhält dann namentlich bei Betrachtung von innen her ein Bild, welches auf den ersten Blick an die mit Schuppen bedeckte Fläche eines Schmetterlingsflügels erinnert. Dachziegelartig sich deckend liegen durchsichtige, farblose Kalkgebilde in einer Ebene ausgebreitet nebeneinander, jedes einzelne in der Flächenansicht unregelmäßig schuppenförmig gestaltet, ziemlich in die Länge gestreckt und an dem einen Ende wie zerschlitzt in verschieden lange Zipfel und Spitzen ausgezogen. Wie in den Stalaktitenschichten der normalen Schale liegen alle einzelnen Kalkschüppchen, die gewissermaßen riesig vergrößerten Stalaktiten gleichen, gleichgerichtet und bilden so offenbar ein nach Bau und Entstehung zusammengehöriges System von Kalkkörpern, über deren merkwürdige Struktur die Untersuchung im polarisierten Lichte weiteren Aufschluß gibt.

Um diese jedoch mit Aussicht auf Erfolg vornehmen zu können, muß vor allem die oberflächliche Sphäritenschicht entfernt werden, was entweder durch Schleifen oder besser noch durch vorsichtige Säureätzung in der oben angegebenen Weise geschieht. Handelt es sich um mehrere Wochen alte feste Gehäusereparaturen, so kann man Feile und Schleifstein ohne weiteres benützen, während jüngere Stücke allzuleicht brechen, so daß nur Aetzung zum Ziele führt. Ersterenfalls muß man sowohl von der Außen- wie von der Innenseite her anschleifen, da die beschriebene Schuppenschicht später nicht mehr freiliegt, sondern auch an der Innenfläche von einer etwas anders gebauten Kalklage überdeckt wird.

Gelungene Präparate bieten dann schon im gewöhnlichen Licht ein außerordentlich zierliches Bild, wie es in Fig. 189 wiederzugeben versucht wurde; dessen Schönheit steigert sich aber noch wesentlich, wenn man zwischen gekreuzten Nicols untersucht. Es treten dann eine Reihe von höchst merkwürdigen Strukturverhältnissen hervor, deren Deutung allerdings große Schwierigkeiten bereitet. Zuvor sei noch erwähnt, daß sich auch im gewöhnlichen auffallenden Lichte die Kalkschüppchen keineswegs gleichartig verhalten. Ganz wie es früher für die normale Innenschicht der Schale von *Helix pomatia* geschildert wurde, heben sich bei einer bestimmten Lage des Präparates unter diesen Umständen immer nur gewisse Elemente bläulich schimmernd vom dunklen Grunde des Gesichtsfeldes ab, während die Zwischenräume dunkel bleiben; umgekehrt werden diese hell, wenn das Präparat um 180° gedreht



Fig. 189 a.

wird. Da, wie die Untersuchung im durchfallenden Lichte ber starker Vergrößerung ergibt, die Kalkschuppen eine ausgeprägt fibrilläre Struktur besitzen, so ist das geschilderte Verhalten bei Beleuchtung von oben wohl nur durch eine verschiedene Richtung der Faserung in benachbarten Elementen mit regelmäßiger Abwechslung innerhalb der ganzen Schicht zu erklären. Indessen liegen hier offenbar viel verwickeltere Strukturverhältnisse vor, als bei der normalen Innenschicht der *Helix*-Schale.

Stellt man ein solches Präparat im Polarisationsmikroskop zwischen gekreuzten Nicols derart ein, daß die lange Achse der Kalkschuppen in der einen oder

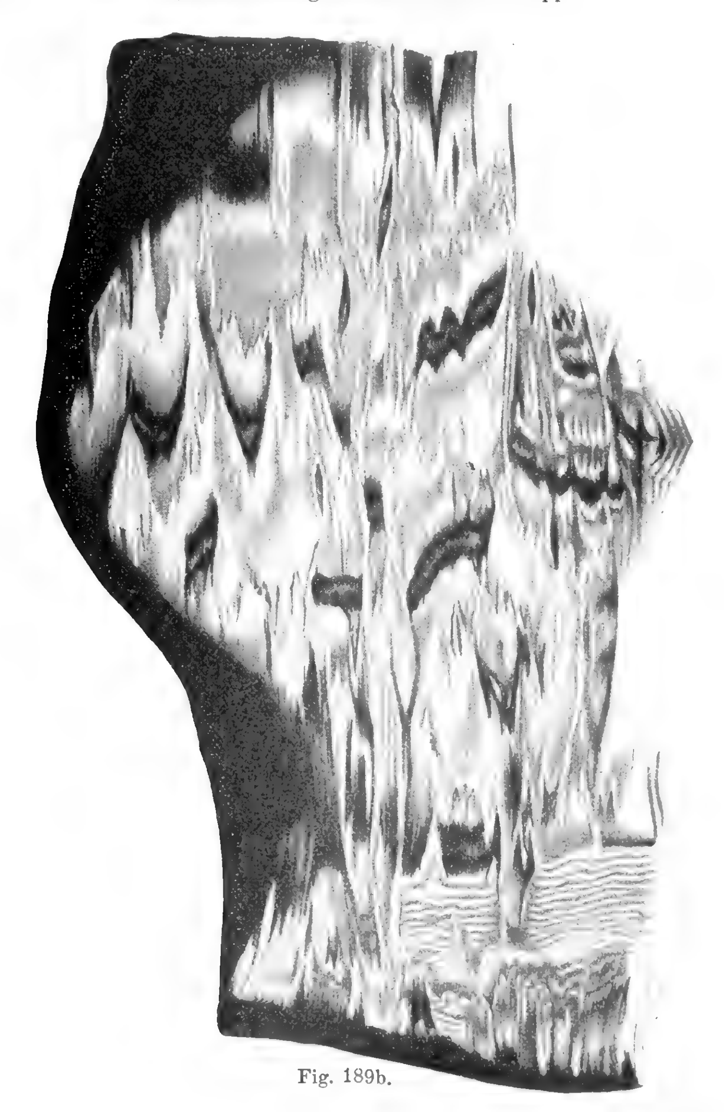


Fig. 189b.

Fig. 189. *Helix pomatia.* Innerste Schicht eines an Stelle einer Verletzung neugebildeten (2 Wochen alten) Schalenstückes. a Im gewöhnlichen, b im polarisierten Lichte (zwischen gekreuzten Nicols). Dünnschliff (vergl. Beschreibung im Text). (Nach BIEDERMANN.)

anderen Polarisationsebene liegt, so erscheinen jene immer am dunkelsten, während das Maximum der Helligkeit dann eintritt, wenn die Schüppchen unter einem Winkel von 45° geneigt stehen. So wie es sich ersterenfalls nicht um eine völlig gleichmäßige Verdunkelung handelt, so betrifft auch die Aufhellung bei Schräglage nicht die ganze Fläche der Kalkgebilde. Stets bleiben gewisse Partien bei jeder Lage des Präparates tiefdunkel und heben sich daher nicht nur von dem mattschimmernden Grunde des möglichst verdunkelten, sondern vor allem auch von der leuchtenden Umgebung des in maximaler Hellstellung befindlichen Präparates scharf ab. Wendet man zunächst nur schwächere Vergrößerungen an (etwa Zeiss A, Ok. 3), so erscheint letzterenfalls fast jedes Schüppchen etwa in der Mitte von einem meist bogig geschwungenen oder zierlich gezackten, breiten und tiefschwarzen Querband schräg durchzogen, welches wieder durch einen hellen Streifen in der Mitte geteilt und an beiden Rändern von einer besonders hellleuchtenden Zone begrenzt wird. Die helle Mittellinie ist zwar in der Regel deutlich entwickelt, kann aber auch ganz fehlen, dagegen finden sich gar nicht selten an der einen oder anderen Seite des dunklen Querbandes (manchmal auch beiderseits) vollständig parallele, abwechselnd helle und dunkle, nach außen hin schmäler werdende Querlinien in oft großer Zahl, so daß man sofort an eine konzentrische Schichtung denkt. Es braucht kaum bemerkt zu werden, daß alle die Teile, welche zwischen gekreuzten Nicols sich durch besondere Dunkelheit auszeichnen, bei Parallelstellung umgekehrt besonders hell erscheinen. Bei Untersuchung im gewöhnlichen Lichte ist von irgendeiner Strukturverschiedenheit an Stelle der dunklen Querbinden nicht das geringste zu bemerken. Ueberall erscheint die Masse der Schüppchen äußerst feinstreifig und daher wohl faserig gebaut. Ohne Zweifel deutet das Verhalten im polarisierten Lichte auf eine sphäritische Struktur der fraglichen Gebilde hin.

Man wird in dieser Auffassung wesentlich bestärkt, wenn man Präparate untersucht, bei welchen durch Anschleifen der konvex gekrümmten Außenseite einer vor nicht zu kurzer Zeit gebildeten Deckschicht eines Schalendefektes alle Uebergänge zwischen der äußersten Lage polygonal gegeneinander abgeplatteter Sphäriten und der das Zentrum des Schliffes einnehmenden isolierten Schuppenlage der Beobachtung zugänglich gemacht sind. Man sieht dann, daß sich beide Grenzschichten nicht unvermittelt berühren, sondern ganz allmählich und ohne scharfe Sonderung ineinander übergehen. Die an der Oberfläche nach allen Seiten ziemlich gleichmäßig entwickelten und daher ursprünglich kreisrunden Sphäriten verdicken sich an der dem Mantel zugekehrten Unterseite mehr und mehr durch Neuauflagerung einer festen, außerordentlich feinfaserigen Kalkmasse, in welcher jedoch die Richtung der Fibrillen nicht mehr eine regelmäßig radiärstrahlige ist, indem sich an Stelle der runden, resp. polygonalen Sphäriten etwas gestreckte, in einer bestimmten Richtung verlängerte, stumpf-kegelförmige Kalkgebilde entwickeln, in denen die Kalkfäserchen, welche sie zusammensetzen, annähernd parallel verlaufen.

Man darf dabei aber nicht an geometrische Körper denken, vielmehr handelt es sich um ziemlich unregelmäßige Gebilde, die vielfach miteinander zu zackigen Reihen verschmelzen und nur das eine gemeinsam haben, daß sie sämtlich mit ihren langen Achsen gleich gerichtet nebeneinander liegen.

Wenn man solche Präparate in größerer Zahl durchmustert, so findet man ziemlich häufig Stellen, wo zwischen gekreuzten Nicols innerhalb der Stalaktitenlage nicht sowohl dunkle Querbinden, sondern ganz unverkennbare Sphäritenkreuze hervortreten, die meist nur etwas verzogen erscheinen (vgl. Fig. 189). Doch ist dies nur bei einer gewissen Einstellung der Fall, die nicht der Ebene der Kalkschuppen genau entspricht. Ich habe den Eindruck bekommen, als entstünden die Kreuze in der Nähe der breiten Basis der schuppenförmig abgeflachten Stalaktiten.

Jedenfalls begegnet man aber allen möglichen Uebergängen zwischen wohlausgebildeten Sphäritenkreuzen und den oben beschriebenen dunklen, durch eine helle Linie geteilten Querbinden, so daß ich nicht zweifeln kann, daß auch diese nichts weiter sind, als durch die besondere Lage und Struktur der sphäritischen Kalkkörper verzerrte Kreuzfiguren.

Wie außerordentlich verwickelt bisweilen die Struktur einer solchen oft ziemlich mächtigen und sehr harten, immer äußerst feinfaserigen Kalkschicht ist, an deren Innenfläche sich schließlich jene stalaktitischen Gebilde differenzieren, das zeigte mir in überraschendster Weise ein Flachschliff, an dem man auf das deutlichste dicke Bündel überaus zarter Kalkfäserchen sich in den verschiedensten Richtungen über- und durchkreuzen sah, während es an anderen Stellen des Präparates zu förmlichen Wirbelbildungen kam.

Aus der bisherigen Darstellung ersieht man schon, daß es sich bei dem Aufbau der verschiedenen Lagen, aus welchen sich eine regenerierte Schalenstelle zusammensetzt, um eine ganz gesetzmäßige allmähliche Entwicklung bestimmt geformter und zugleich auch bestimmt gerichteter Kalkkörper handelt, welchen durchwegs eine sphäritische Struktur zukommt und an deren endlicher Ausgestaltung die ein ungeformtes Sekret liefernden Mantelepithelien direkt nicht beteiligt sind. Der ganze Vorgang macht vielmehr durchaus den Eindruck eines Kristallisationsprozesses, wobei die besondere Form des Produktes wohl im wesentlichen durch die besonderen physikalischen und chemischen Eigenschaften des von den Zellen gelieferten Sekretes bedingt sein dürfte.

Ob den Zellen außerdem ein maßgebender Einfluß auf die besondere Anordnung (Richtung) der Kalkplättchen zugeschrieben werden darf, läßt sich zunächst nicht sicher entscheiden.

In bezug auf die Formgestaltung macht sich in den sukzessive neugebildeten Schichten unverkennbar die Tendenz einer immer zunehmenden Verlängerung der einzelnen Elemente geltend. Ursprünglich ziemlich kurz stumpf-kegelförmig und an der Spitze kaum verzweigt, entstehen später jene flachen, Schmetterlingsschuppen vergleichbaren und an der Spitze zierlich gezackten und ausgeschlitzten Kalkgebilde, welche die Flächenansicht eines solchen Präparates zu einem so zierlichen Bilde machen. Zuletzt entsteht dann an der Innenfläche eines solchen regenerierten Schalenstückes jene früher schon ausführlich geschilderte normale Bänderzeichnung, welche durch sehr langgestreckte, auf der Kante stehende, beiderseits zugespitzte oder verzweigte und ineinander eingefalzte Platten hervorgerufen wird.

Von diesem Zeitpunkte an unterscheidet sich eine geflickte Schalenstelle, wenigstens in bezug auf den Bau der innersten Kalkschicht, nicht mehr von einer normalen. Dies gilt auch bezüglich des Verhaltens im polarisierten Licht, wofür natürlich in beiden Fällen die verschiedene Richtung der Kalkfasern in benachbarten Plättchen ausschlaggebend ist.

Es bleibt noch zu erwähnen, daß in vielen Fällen — ich habe es nicht regelmäßig beobachtet — die Richtungen der einzelnen Elemente in zwei unmittelbar benachbarten Kalkschichten sich unter

rechtem Winkel kreuzen, wie es ja auch für den normalen Schalenbau charakteristisch ist.

Die Resultate, zu welchen Techow (167) in neuerer Zeit gekommen ist, stimmen im allgemeinen mit meinen eigenen Resultaten überein, doch hat er bei weiter vom Schalen-(Mantel-)Rande entfernten Verletzungen der Schale (bei *Helix* und *Paludina*) die Ausbildung einer normalen Innenschicht nicht feststellen können und glaubt, daß sich eine solche, wie es für die äußeren Kalklagen sicher ist, nur „unter dem gestaltenden Einfluß des Mantels entwickeln kann. Erst wenn eine normale innere Lage vorhanden ist, wird die Kalksekretion des übrigen Körperepithels sich den zur ‚Kristallisation' führenden Gesetzen fügen und so das normale Dickenwachstum des Gehäuses sicherstellen".

Ich habe es leider seinerzeit verabsäumt, die Lage der Schalenlücken genauer festzustellen, halte es aber nicht für unmöglich, daß das Epithel des Mantelrandes bei der Regeneration doch noch eine Rolle gespielt haben könnte. In theoretischer Hinsicht wäre es von großem Interesse, wenn die Weiterentwicklung einer normalen Schalenschicht durch das Sekret des Epithels des Eingeweidesackes nur dann erfolgen könnte, wenn „Anlagen" dazu von dem spezifischen Epithel des Mantelrandes gebildet wurden.

Techow (l. c.) und Korschelt (95) verdanken wir auch interessante Versuche über die Leistungsfähigkeit der Schnecken in bezug auf Schalenregeneration. „Größere, sich über einen oder mehrere Umgänge gleichzeitig erstreckende Schalendefekte werden nur von Landschnecken ausgebessert, und zwar bildet, vom Spindelpol ausgehend, das letzte Drittel der jüngsten Windung die äußerste Grenze der Ersatzfähigkeit. Landschnecken, denen die ganze Schale genommen wurde, können zwar einen Anlauf zu deren Neubildung nehmen, führen ihn jedoch nie zu Ende. Bei den Wasserschnecken finden so umfangreiche Reparaturen überhaupt nicht statt." Bei den in den verschiedensten Kombinationen ausgeführten Ueberpflanzungen von Schalenteilen werden diese bei Land- und Wasserschnecken nicht als Fremdkörper abgestoßen, sondern der Schale dauernd einverleibt. Sehr interessant ist die Angabe Techows über Veränderungen, welche die Epithelzellen des Eingeweidesackes unter Regeneraten, d. h. also im Zustande lebhafter Tätigkeit, erleiden. Die in der Ruhe sehr hohen und schmalen Zellen werden niedriger, sogar kubisch und zeigen an den freien Enden einen hellen Saum, der sonst nicht bemerkbar ist, auch erscheinen die Kerne basalwärts verschoben.

E. Zusammenfassung der Ergebnisse.

Fassen wir alles zusammen, was im vorstehenden über den Bau der Molluskenschalen sowie über deren Beziehungen zu dem darunter liegenden Weichkörper gesagt wurde, so dürfte eines zweifellos sein, nämlich, daß sich die Schalen aus Sekreten bilden, welche von Epithelzellen des Mantels geliefert werden und daß im allgemeinen jeder im Bau und ihrer sonstigen Beschaffenheit verschiedenen Schicht der Schalen auch ein besonderer Epithelbezirk des Mantels, bezw. ein irgendwie verschiedenes Sekret entspricht. Einschrän-

kend muß hinzugefügt werden, daß vielfach ein Funktionswechsel der absondernden Zellen besteht, indem die einzelne Zelle (Chitonstacheln) resp. ein Zellkomplex (Sepiaschulpe, Muschelschalen) zu verschiedenen Zeiten und oft in regelmäßigem Rhythmus ganz verschiedene Schalenschichten produzieren.

Eine noch kaum ernsthaft in Angriff genommene Frage bezieht sich nun darauf, wie aus solchen, offenbar in Form einer Lösung abgeschiedenen, teils organische, teils anorganische Substanzen enthaltenden Sekreten die durch ihre oft höchst verwickelten Strukturen ausgezeichneten Schalengebilde hervorgehen. Wie leicht ersichtlich, kann man hier wenigstens in bezug auf die Kalkgebilde nicht so unbedingt, wie in so vielen anderen Fällen von Gehäuse- und Skelettbildungen, auf den unmittelbar formgebenden, an sich ja auch ganz rätselhaften Einfluß der lebendigen Zellen verweisen, denn diese beschränken sich im gegebenen Falle anscheinend darauf, das ungeformte gelöste Rohmaterial zu liefern, aus welchem dann außerhalb der Zellen, und mit denselben gar nicht fest verbunden, jene wunderbaren Strukturen sich entwickeln, die wir an den Gehäusen von Muscheln und Schnecken bewundern. Das würde aber im wesentlichen nichts anderes bedeuten, als eine Wiederherstellung der alten Lehre des Grafen Bournon, der eine „Absonderung" der Schale seitens des Tieres annahm, aber glaubte, daß die einmal abgeschiedenen Kalkteilchen, dem Einflusse des lebendigen Organismus entzogen, allein den Gesetzen der Kristallisation gehorchend, sich zusammenordnen. Wenn auch nicht in dieser sozusagen mineralogischen Formulierung, scheinen mir diese Sätze doch in einer allerdings etwas modifizierten Form das Wesentliche des Schalenbildungsprozesses auch heute noch richtig zu charakterisieren, insoweit sich derselbe wenigstens auf die Ablagerung anorganischer Substanz bezieht.

Denn es läßt sich nach meiner Ueberzeugung nicht bezweifeln, daß, wo immer kohlensaurer Kalk als Bestandteil der Molluskenschale auftritt, dies stets in kristallinischer, z. T. sogar in Kristallform geschieht, freilich in einer durch die besonderen Bedingungen, unter welchen der Vorgang sich hier vollzieht, vielfach sehr abweichenden Gestaltung und Anordnung. So gut wie man aber unbedenklich die Spicula der Calcispongien oder die mannigfaltig geformten Kalkkörper der Echinodermen als Produkte eines unter besonderen Bedingungen sich abspielenden Kristallisationsprozesses (als „Biokristalle") auffaßt, wird man auch füglich nicht anstehen, die in demselben Sinne als Kristall-(Kalkspat)-Individuen anzusprechenden Prismen der marinen Lamellibranchier, sowie andererseits die sphäritisch gebauten, d. h. aus zahllosen mikroskopischen, radiär angeordneten Kristallnädelchen sich aufbauenden Prismen der Najaden und endlich auch die durchweg sphäritisch gebauten Gastropodenschalen als Erzeugnisse eigenartiger Kristallisationsvorgänge zu deuten.

Obwohl ich glaube, daß die im vorstehenden ausführlich mitgeteilten Tatsachen für jeden Unbefangenen ausreichende Beweise dafür liefern, erscheint es doch mit Rücksicht auf gewisse gegenteilige Anschauungen, die in neuerer Zeit geäußert wurden, erforderlich, noch etwas näher auf die in Rede stehende Frage einzugehen.

Stempell, welcher eine dankenswerte Zusammenstellung der

ganzen über die Bildungsweise und das Wachstum der Molluskenschalen bisher vorliegenden Literatur geliefert hat (l. c.), kommt unter anderem auch auf die Frage zu sprechen, „ob man auf Grund der tatsächlichen Verhältnisse berechtigt ist, der Calcosphäriten-Bildung und der einfachen Kristallisation einen ausschließlich bestimmenden Einfluß auf die Entstehung der Schalenstrukturen zuzuschreiben“. Er gelangt zu der Ansicht, „daß nur wenige Beispiele vorliegen, wo Kristallisationsprozesse sicher bei der eigentlichen Schalenbildung, d. h. in der erstarrenden Sekretmasse selbst auftreten und gleichzeitig die ganze Struktur derselben bestimmen“. Aber auch diese wenigen Fälle will Stempell noch insofern als Ausnahme betrachtet wissen, „als sie sämtlich auf anormaler Kalk- und Conchiolinarmut der betreffenden Sekrete beruhen“ (l. c. p. 699). Alle jene seit Roses und Leydolts Arbeiten gesicherten Resultate eingehender physikalischer Untersuchung der Prismen und Perlmutterschicht gewisser Lamellibranchier, sowie auch die grundlegenden Beobachtungen von G. Rose über die feinere Struktur des *Strombus*-Gehäuses ignoriert Stempell vollkommen; es handle sich hier um Beobachtungen, „die ja an sich gewiß von Interesse waren, die aber für die eigentliche Lösung unseres Problems nur wenig beitragen konnten“. Ich bin der gerade entgegengesetzten Meinung, daß es sich hier um Tatsachen von ganz fundamentaler Bedeutung handelt, deren Kenntnis für eine richtige Auffassung vom Wesen des Schalenbildungsprozesses nicht minder wichtig ist, als die Erforschung der feineren Strukturverhältnisse und der chemischen Zusammensetzung der Schalensubstanz.

Als Beispiele „primärer“ Kristallisationsprozesse bei der Schalenbildung führt Stempell nur die von Rose und Ehrenbaum an der Innenseite der Perlmutterschicht mehrerer *Pinna*-Arten beobachteten tafelförmigen Aragonitkristalle, sowie jene an, welche Simroth in den Larvenschälchen gewisser Gastropoden fand. Es wird ferner noch erwähnt, daß „bei Schalenverletzungen neben Calcosphäriten auch häufig echte Kristalle gebildet zu werden scheinen“. Bezüglich der *Pinna*-Prismen „bei denen der Kalk im Innern anderer gröberer und jedenfalls nicht-kristallinischer Strukturelemente ein deutlich kristallinisches Gefüge zeigt“, hält es Stempell für „noch sehr zweifelhaft“, daß ihre Bildung wirklich auf primärer Kristallisation beruht, aber selbst wenn dem so wäre, „so üben sie doch wenigstens auf die allgemeine Struktur der Schale keinen bestimmenden Einfluß aus“ (l. c. p. 680). Was diese letztere Bemerkung eigentlich bedeuten soll, ist nicht klar zu ersehen. Unter allen Umständen aber, ob homogen kristallinisch, ob sphäritisch gebaut, sind die Prismen der Lamellibranchier als Produkte eines spezifischen Kristallisationsprozesses anzusehen, wie nicht minder auch die Kalkschichten der Perlmuttersubstanz. Was nun aber die Gastropodenschalen anlangt, von denen (speziell für *Strombus*) Stempell behauptet, daß sie „keine Spur von Kristallisation erkennen lassen“, so hätte ihn die optische Untersuchung jedes einigermaßen guten Schliffes leicht eines Besseren belehren können; man könnte mit Rücksicht auf die Conchiolinarmut solcher Gehäuse geradezu sagen, daß sie „keine Spur von nichtkristallisierter Substanz erkennen lassen“. Freilich handelt es sich nicht um typische Kalkspatrhomboëder oder dicke Aragonitprismen, sondern vielmehr um außerordentlich feine, in gesetzmäßiger Weise zu Bündeln und Platten gruppierte Kalkfasern, deren kristal-

linische Natur sich aber durch optische Prüfung sicher erweisen läßt. Zwischen solchen Kalkfibrillen und typisch entwickelten rhomboëdrischen Plattenaggregaten oder zu Drusen vereinigten dicken Prismen, wie sie sich vor allem in den rudimentären Schälchen der Limaciden in prachtvoller Ausbildung finden, gibt es alle möglichen Uebergänge, und will man nicht die höchst unwahrscheinliche, um nicht zu sagen unzulässige Annahme machen, daß die Gestaltung der Kalkschicht im letzterwähnten Falle in prinzipiell anderer Weise erfolgt, als bei den Gehäuseschnecken, so müßte man schon mit Rücksicht hierauf auch bei diesen eine Kristallisation des Calciumkarbonats annehmen. Denn daß es sich um eine solche und nur um eine solche bei den Limaciden handelt, wird niemand bezweifeln, der nur einen einzigen Blick auf ein derartiges Präparat geworfen hat.

Auch bezüglich des Vorkommens von sphäritisch gebauten Kalkgebilden in Molluskenschalen sind die Angaben Stempells keineswegs zutreffend. Er rechnet dazu „unter anderem die kugeligen Massen, die in den rudimentären Schalen mancher *Limax-* und *Arion*-Arten vorkommen, ferner vielleicht die rundlichen Kalkstückchen, welche M. de Villepoix bei *Pholas crispata* unter dem jungen Periostracum gesehen hat, sodann die deutlichen Sphärokristalle, die häufig nach Schalenverletzungen auftreten, und endlich mögen gewisse Perlbildungen als Calcosphärite gelten“ (l. c. p. 678).

„Mit diesen und ähnlichen Vorkommnissen“, fährt Stempell fort, „dürften die sicheren Fälle aber auch im wesentlichen erschöpft sein. Alle anderen Strukturelemente der Schalen, welche man als umgewandelte Calcosphäriten auffaßt, wie z. B. die Prismen der äußeren Schalenschichten (bei Najaden) oder die polygonalen Felder der Perlmutterschichten, können ebensogut eine andere Entstehung haben, zumal ihre Aehnlichkeit mit wirklichen Calcosphäriten meist eine sehr entfernte ist“ (l. c. p. 679).

Nachdem schon M. de Villepoix auf die ganz unzweifelhaft sphäritische Natur der Najadenprismen in den ersten Jugendstadien mit Nachdruck hingewiesen hat, habe ich selbst den Nachweis geliefert, daß sie, auch vollentwickelt, in ihrer ganzen Länge sphäritisch gebaut sind. Desgleichen glaube ich den sicheren Nachweis erbracht zu haben, daß, wie sich insbesondere aus Regenerationsversuchen ergibt, auch die charakteristischen Blätterschichten der Gastropodenschalen aus faserigen Kalkgebilden hervorgehen, deren sphäritische Natur trotz der eigenartigen besonderen Ausgestaltung durch ihr optisches Verhalten unzweifelhaft gemacht wird, wenn man sie auch vielleicht im völlig entwickelten Zustande nicht mehr als typische Sphäriten wird bezeichnen wollen. Bei *Helix pomatia* lassen sich in den eine Bruchöffnung der Schale überdeckenden neugebildeten Kalkschichten alle möglichen Uebergänge zwischen wohlausgebildeten runden resp. polygonalen Sphäriten mit radiärer Faserung und jenen an den Rändern verzweigten, parallelfaserigen und ineinander gefalzten Kalkplättchen der innersten Schicht nachweisen, welche, wie seit Rose bekannt ist, das wesentlichste Bauelement aller typischen Gastropodenschalen bilden, aber außerdem auch in vielen Lamellibranchierschalen gewisse Schichten zusammensetzen. Nimmt man noch hinzu,

daß wohl auch die kristallinischen Prismen mariner Lamellibranchierformen aus sphäritischen Anlagen hervorgehen, so kann man gewiß nicht sagen, daß es „nur wenige Fälle gibt, wo Strukturelemente der natürlichen Schale unzweifelhaft als Calcosphärite erkannt werden können“ (Stempell, l. c. p. 678).

Ich bin nun weit entfernt zu glauben, daß mit dem sicheren Nachweis, daß Kristallisationsprozesse bei der Bildung der Kalkschichten der Molluskenschalen die wesentlichste und wichtigste Rolle spielen, alle Schwierigkeiten behoben seien, welche einer mehr ins einzelne gehenden Erklärung der feineren Schalenstruktur entgegenstehen. Vielmehr erscheinen dieselben eher noch gesteigert, wenn wir uns nicht mehr auf den formbestimmenden Einfluß der lebendigen Zellen berufen können. An Versuchen, die Form und Struktur der Elemente der Molluskenschalen mit dem Bau der unterliegenden absondernden Zellenschicht in Uebereinstimmung zu bringen, hat es seit Carpenter und Bowerbank nicht gefehlt, und noch jüngst hat Stempell eine hierhergehörige Theorie zu entwickeln versucht, die ich aber wie alle früheren für ganz verfehlt halten muß. Es ist bezeichnend, daß sich solche Versuche in der Regel auf die prismatisch gestalteten Kalkkörper der Lamellibranchierschale bezogen, da hier anscheinend noch am ehesten die Möglichkeit zu bestehen schien, die regelmäßige Mosaik der Prismenschicht mit einer Felderung des Mantelepithels in einen kausalen Zusammenhang zu bringen. Die erfahrensten Beobachter haben aber freilich sehr bald die völlige Aussichtslosigkeit einer solchen Bemühung erkannt.

So bemerkt Pagenstecher (131, 132) in bezug auf die Formung des Kalkes in Säulen (Prismen) mit Recht, es sei nicht anzunehmen, „daß im Vorrücken des Mantels nachrückende Epithelzellen sich einzeln an die von vorausgegangenen Zellen gebildeten Anfänge der Prismen so anlegen, daß sie an letzteren fortbauen, bis sie wieder einer neuen Serie Platz machen. Wären überhaupt die Prismen das Produkt bestimmter Zellen, diesen nach deren Einzelkontur angepaßt, so müßte eine einzige Zelle ein Prisma liefern und nach dessen Vollendung zugrunde gehen, oder doch aufhören in dieser Weise zu arbeiten, während gegen den Außenrand des Mantels hin vorgeschobene jüngere Brut minder und ungleich weit mit der gleichen Arbeit vorgerückt wäre. Da eine solche Art der Brutbildung nicht stattfindet, auch Gleichheit der Masse der Zellen und der Prismen nicht besteht, sind die kristallinischen Gebilde der Schale durchaus nach dem Prinzipe von Bournon als aus einer gänzlich von der Einzelform der unterliegenden Epithelzellen unabhängige Massenausscheidung in Kristallisation entstanden anzusehen, bei welcher, solange die Ausscheidung in gleicher Qualität geliefert wird, der einzelne Kristall trotz des Vorausrückens des Mantelsaumes einen Zuwachs erhält, während die spärliche organische Beimischung in kleinen Zwischenräumen erstarrt.“ (Pagenstecher l. c.) Auch Ehrenbaum (9) will die besondere Form der Prismen nur dadurch erklären, „daß der ausgeschiedene Kalk in der durch die schon vorhandenen Nadeln gegebenen Form und Richtung ankristallisiert, während die Conchiolinsubstanz, sei es in gleicher Weise aktiv, wie der Kalk, sei es mehr passiv beteiligt, die entsprechenden Formen annimmt“. (l. c. p. 13.)

Auch Moynier de Villepoix wirft bezüglich der Prismen die Frage auf: „Sont-elles individuellement en rapport, à leur origine, avec les cellules épithéliales? J'ai vainement cherché à le reconnaître, et, à la vérité, je doute fort qu'il en soit ainsi. L'irrégularité, que présentent ces jeunes formations ne permet pas d'admettre cette hypothèse". (l. c. p. 624.)

Demgegenüber sind nur ganz wenige gelegentliche Bemerkungen älterer Autoren zu erwähnen, in welchen der Gedanke ausgesprochen wird, daß vielleicht gewisse Strukturverhältnisse der Schalen direkt vom Mantelepithel abhängen. Stempell zitiert unter anderen v. Buch, welcher meint, daß der Umfang der Kristallindividuen in der Austernschale vielleicht dem Wirkungskreise eines „Sekretionsorganes" im Mantel entspreche; v. Hessling macht die Bemerkung, daß in der Perlmutterschicht Partikelchen erkennbar seien, welche von einzelnen Epithelzellen oder Gruppen solcher ausgeschieden würden, und auch die organische Substanz der Prismenschicht denkt er sich aus einzelnen miteinander verschmelzenden Kügelchen entstanden, deren jedes wahrscheinlich einer Epithelzelle entspricht; Bronn glaubt, daß die Häutchen der Perlmutterschicht durch Zusammenfließen der verschiedenen, von den einzelnen Zellen abgesonderten Tröpfchen entstehen und daß sich daraus die netzartige Zeichnung dieser Häute erklären lasse; nach v. Jhering entsprechen die polygonalen Felder der Najadenembryonen-Schalen in ihrer Form genau derjenigen der darunter liegenden Epithelzellen usw.

Man sieht, es handelt sich hier teils um die Struktur der Perlmuttersubstanz, bezüglich deren ein direkt formender Einfluß des Mantelepithels noch am ehesten zuzugeben wäre, teils aber um das Periostracum, die organische Grundsubstanz der Schale. Was aber die Prismenschicht der Lamellibranchier und die geschichteten Plättchenlagen der Gastropodengehäuse anlangt, so verbietet hier schon die Gestalt der Elemente, einen direkten formenden Einfluß des unterliegenden Epithels anzunehmen. Stempell stützt seine gegenteilige Ansicht hauptsächlich auf Beobachtungen über den Schalenbau von *Solemya togata*. Das Besondere desselben sieht er vor allem darin, „daß die die Prismenschicht zusammensetzenden Elemente keineswegs in allen Regionen der Schale die typische Prismenform aufweisen, der Hauptsache nach sind es nur zwei Bezirke, in denen die Querschnitte der von Conchiolinhäutchen begrenzten Räume wirklich polygonale Gestalt haben. . . . . In allen anderen Teilen der Schale sind die Prismen in der Richtung einer der Schalenoberfläche parallel gerichteten Querachse, und zwar derjenigen, welche ungefähr senkrecht zum Schalenrande steht, sehr stark verbreitert und erscheinen als langgezogene, bandförmige Gebilde, deren Seitenwände im hinteren Teil der Schale nach dem Wirbel zu konvergieren" (vgl. Fig. Biol. Ctbl., Bd. 20, 1900, p. 700). Stempell ist der Meinung, daß „wir angesichts dieser Tatsachen daran verzweifeln müssen, die Entstehung (dieser und) der meisten komplizierten Schalenstrukturen auf ein einfaches, mechanisch-kristallographisches Problem zurückzuführen", und daß, „wenn wir überhaupt weiterkommen wollen, eigentlich nur ein einziger Ausweg offen bleibt: wir müssen annehmen, daß der von den Epithelzellen des Tieres gelieferte Baustoff der Schale keineswegs eine so formlose Masse ist, wie man bisher geglaubt hatte, sondern daß er noch unter dem

morphologischen Einfluß der sezernierenden Zellen steht und gewissermaßen bereits die wesentlichen Struktureigentümlichkeiten der Schale aufweist." (Stempell, l. c. p. 701.)

Wenn ich den Sinn dieses Satzes richtig verstehe, so würde man sich demnach vorzustellen haben, daß das Bestimmende für die Struktur der Schale in einem gegebenen Falle nicht sowohl die anorganische, als vielmehr die organische Grundsubstanz ist; diese wäre das fertige Gerüst, in dessen präformierte Räume der Kalk erst sozusagen sekundär abgelagert würde. Abgesehen davon, daß gerade in den Fällen, wo sich die allerkompliziertesten Strukturverhältnisse der Schalen finden, nämlich bei den Gastropoden, die Menge der organischen Substanz so gering ist, daß man sie kaum nachzuweisen vermag, ist es gewiß auch sehr bemerkenswert, daß an allen den Stellen, wo die organische Substanz noch gänzlich frei ist von mineralischen Einlagerungen, wie beispielsweise gerade auch bei der Schale von *Solemya* am Rande und ebenso am wachsenden Schalenrande von anderen Lamellibranchiern und Gastropoden, wo sie nachweislich „noch unter dem morphologischen Einfluß der sezernierenden Zellen steht", niemals irgendeine Andeutung derjenigen Strukturen vorkommt, welche in demselben Momente hervortreten, wo die Kalkabscheidung beginnt. Immer ist das Periostracum, die organische Unterlage der später abgelagerten Kalkschichten, völlig strukturlos oder es zeigt jene typische polygonale Felderung als Abdruck des unterliegenden Epithels, welche so vielen echten Cuticularmembranen zukommt. Am allerentschiedensten wird aber die Ansicht von Stempell durch die Resultate der interessanten Versuche von Moynier de Villepoix widerlegt, bei welchen es sich darum handelte, die Schalenregeneration bei *Anodonta* in kalkfreiem Wasser zu untersuchen. „Chez les animaux maintenus dans l'eau dépourvue de toute trace de sels calcaires, la reproduction du périostracum et sa jonction avec la vieille coquille ont lieu de la même manière. On rencontre bien, çà et là, à la surface interne de la nouvelle membrane quelques cristaux, mais ils sont beaucoup plus rares et plus clairsemés. Quant aux prismes, il ne s'en produit plus, et la refection du test se borne toujours, dans ce cas, à la production d'une couche organique molle et non calcifiée de périostracum."

Man hätte dann aber, wenn Stempells Auffassung zutreffend wäre, doch wohl wenigstens eine Andeutung von häutigen, rein organischen Prismenlagen erwarten müssen, um so mehr als ja die Prismenschicht der Muschelschalen organische Grundsubstanz so reichlich enthält, daß auch nach der Entkalkung die feinsten Details der Struktur erhalten bleiben. Davon war aber nichts zu bemerken: „L'animal placé dans un milieu dépourvu des sels calcaires ne peut plus sécréter que des membranes de matière organique, dont les couches successives se superposent l'une à l'autre."

Noch weniger als den allgemein theoretischen Betrachtungen Stempells wird man den ganz speziellen Ausführungen dieses Autors beipflichten können, welche sich, wie er meint, als notwendige Folgerungen aus dem von ihm untersuchten Fall (*Solemya*) ergeben. Er unterscheidet zweierlei Ursachen, „welche das Zustandekommen der unbedingten Gleichförmigkeit eines erstarrenden Epithelsekrets ver-

hindern", nämlich einmal die durch ungleichmäßige Absonderung bedingte Schichtenbildung, die er als „chronogene Differenzierung" bezeichnet, und zweitens „jene andere Art der Differenzierung, welche ihre direkte Ursache in einer Differenzierung des sezernierenden Epithels hat" und als „cytogene Diffenzierung" bezeichnet wird. Will man darunter nur die Tatsache verstehen, daß verschiedene Epithelzonen für gewöhnlich morphologisch und chemisch ganz verschiedene Produkte liefern (Zellen des Periostracums, prismenbildende Zellen, Zellen welche die Perlmutterschicht erzeugen usw.), so läßt sich füglich nichts einwenden. Wenn aber STEMPELL innerhalb dieser einzelnen Epithelbezirke wieder „eine große Anzahl von Sekretionskomplexen" annimmt, „welche zwar alle im wesentlichen das gleiche Produkt liefern, die aber doch hinlängliche Selbständigkeit besitzen, um eine absolute Gleichmäßigkeit der gemeinsam erzeugten Sekretmasse auszuschließen," so handelt es sich um eine Hypothese, für welche in den vorliegenden Tatsachen keinerlei Beweis zu finden ist, gegen deren Zulässigkeit aber zahlreiche Erfahrungen sprechen.

Gegen STEMPELLS Theorie sprechen ferner auch die Befunde an den Schalen von Vogeleiern, sowie vor allem die neueren Untersuchungen über Perlenbildung; denn hier sehen wir, daß ein und derselbe abgeschnürte und völlig isolierte Epithelbezirk, von welcher Stelle des Mantels er auch stammen mag, imstande ist, sämtliche Schalenschichten mit allen ihren charakteristischen Eigenschaften nacheinander abzusondern. Was speziell die Prismenschicht bei den Muscheln betrifft, für deren Entstehung STEMPELL Sekretionskomplexe in erster Linie in Anspruch nimmt, so glaube ich gezeigt zu haben, daß gerade hier ein Fall vorliegt, wo man am allerwenigsten Veranlassung hat, einen direkten gestaltenden Einfluß lebender Zellen anzunehmen. Aber auch bei der Bildung der Perlmutterlagen erscheint eine solche Annahme keineswegs notwendig, und es dürfte sich wohl im wesentlichen um nichts anderes handeln, als um einen speziellen Fall jener so weitverbreiteten periodischen Ausfällungen, die, wie wir jetzt wissen, bei der Entstehung geschichteter organischer und anorganischer Strukturen eine so wichtige Rolle spielen. Es bleiben also eigentlich nur die merkwürdigen Bauverhältnisse der Gastropodengehäuse übrig, bei welchen es allerdings schon die besondere mit Rücksicht auf die Festigkeit der Schale so überaus zweckmäßige Art der Neben- und Uebereinanderlagerung der einzelnen Elemente ganz unmöglich macht, darin nichts weiter zu erblicken, als nur allein das Produkt „eines dem Einfluß des lebenden Organismus von Anfang an gänzlich entzogenen, sozusagen zufälligen Kristallisationsprozesses". Man erinnert sich hier fast unwillkürlich der Architektur der Knochenspongiosa bei Wirbeltieren, die uns eben auch nur als ein Ergebnis der Wechselwirkung zwischen lebendigen Zellen und den mechanischen Kräften der Außenwelt verständlich wird. Und dabei ist immer noch zu berücksichtigen, daß die feinere Struktur der Gastropodenschalen im Grunde noch viel komplizierter ist als jene der Knochen. Während aber hier die ganze Masse in allen ihren Teilen von lebendigen Zellen (Knochenkörperchen) durchsetzt ist, haben wir in den Schneckenschalen ein zellenfreies, fast nur aus anorganischer

Substanz bestehendes Ausscheidungsprodukt des einschichtigen Mantelepithels vor uns. Wenn es nun auch als sicher gelten darf, daß Kristallisationsprozesse (spez. Sphäritenbildung) auch in diesem Falle eine bedeutsamere Rolle spielen, als man bisher anzunehmen geneigt war, so muß doch zugegeben werden, daß derartige Vorgänge an und für sich noch keineswegs genügend sind, um ohne die Annahme einer wie immer gearteten Mitwirkung des lebendigen Substrates die Entstehung der verwickelten Strukturen völlig verständlich zu machen. Selbst wenn wir nur die einfachsten Fälle ins Auge fassen, erscheint es kaum denkbar, daß Kalkgebilde, wie sie als primäre Ablagerung in der Schale von *Helix* auftreten, ohne alles weitere Zutun des absondernden Mantelepithels sich aus dessen Sekret abscheiden; allein man stößt sofort auf anscheinend unüberwindliche Schwierigkeiten, wenn es sich darum handelt, zu erklären, wie es nun geschieht, daß in der nächstfolgenden Schicht gleichartiger Gebilde die Richtung derselben jene der erstgebildeten rechtwinklig kreuzt, um so mehr als schon die allerjüngsten Anlagen der sich überlagernden Kalkkörper in völlig übereinstimmender Weise mit der langen Achse in der einen oder anderen Richtung orientiert erscheinen. Wie aber sollte erst die wunderbare Struktur etwa eines *Strombus*-Gehäuses entstehen können, ohne daß die Kristallisationsprozesse des Kalkes, denen ja ohne allen Zweifel eine sehr wichtige Rolle zufällt, durch Einflüsse seitens des lebendigen Substrates dem besonderen Zwecke angepaßt und sozusagen in eine bestimmte Richtung gelenkt werden?

Damit erhebt sich natürlich sofort die Frage, von welcher Art wohl der Einfluß der lebendigen Zellen sein dürfte. Es wird sich über dieses Problem schwer ein sicheres Urteil gewinnen lassen, solange nicht die Entwicklung bzw. das Wachstum mariner Gastropodenschalen genauer bekannt sind, als es bisher der Fall ist. Den naheliegenden Gedanken, daß die Lagerung von Kristallen oder kristallinischen Aggregaten in einer Grundmasse durch Zug- resp. Druckkräfte gerade bei ihrer ersten Entstehung beeinflußt werden könnte, versuchte seinerzeit Simroth (161) zur Erklärung der gekreuzten Lage der Kalkspicula in der Cuticula der Neomeniden (*Aplakophora*), sowie der eigentümlichen Struktur der Mittelschicht bei der Schale von *Dentalium* heranzuziehen (vgl. hierüber Bronns Klassen und Ordnungen; Simroth, Mollusca, Bd. 3, 1894, p. 392, Fig. 47 u. Taf. 19, Fig. 2—5). Er ist der Meinung, daß die Kalkprismen (resp. Spicula) durch einen von innen nach außen wirkenden Druck des Mantels in eine tangentiale Lage gebracht würden, wenn sie vorher irgendeine Richtung gehabt haben, die nur nicht streng radial war.

„Dies würde aufs einfachste die regelmäßige Kreuzung erklären, wie sie ebenso die mechanische Festigkeit aufs höchste steigerte.“ Wenn sich eine solche Betrachtung auch vielleicht auf die in einer ursprünglich weichen Masse eingebetteten Spicula anwenden ließe, so scheint sie mir doch für die an organischer Grundsubstanz so armen Gastropodenschalen kaum zulässig. Mir scheint es in diesem Falle immer noch am wahrscheinlichsten, daß der gestaltende Einfluß der lebendigen Zellen des Mantelepithels sich darauf beschränkt, Kristallisationszentren in Form von „Keimen“ zu schaffen, deren molekularer Bau ein gesetzmäßiges Wachstum in gewisser Richtung verbürgt, indem

sich, wie beim Wachsen eines Kristalls in seiner Mutterlauge, neue Teilchen in streng gesetzmäßiger Weise an die vorhandenen angliedern. Da nun die Struktur der Gastropodenschalen eine durchwegs sphäritische ist und gerade bei Sphäriten die räumlichen Verhältnisse der Umgebung ihre schließliche Form ganz wesentlich mitbedingen, so würde das Zustandekommen eines Systems plattenförmiger Kalkkörper, die mit verzweigten Enden ineinander greifen, in aufeinander folgenden Schichten aber sich rechtwinklig überkreuzen, verständlich erscheinen, wenn man annehmen dürfte, daß, wie es ja so häufig bei geformten Sekreten gefunden wird, schon die allerersten Anlagen des festen Absonderungspoduktes in unmittelbarer Berührung mit den Zellen eine entsprechende Richtung (bzw. molekulare Anordnung) erhalten. Ob solche Kristallisationskeime an der Oberfläche der Zellen oder im Innern entstehen, um dann erst ausgestoßen zu werden, wäre ziemlich gleichgültig. Man sieht, daß eine solche Vorstellung in keiner Weise die Annahme von „Sekretionskomplexen“ nötig macht, die, aus einer Vielheit von Zellen bestehend, ein in formaler Hinsicht sozusagen schon fertiges Produkt liefern würden; sowie ein an der Grenze der Sichtbarkeit stehendes Aggregat von NaCl-Molekülen unter geeigneten Bedingungen zu einem großen Würfel auswächst, so erscheint es mir auch durchaus denkbar, daß eine vielleicht von einer einzigen Zelle erzeugte Anlage eines in bestimmter Richtung gefaserten Kalkplättchens, wie es als Elementarbestandteil einer Gastropodenschale uns entgegentritt, später unabhängig von der lebendigen Zelle durch Angliederung neuer Teilchen wächst und daß, einer gesetzmäßigen, zunächst freilich unerklärlichen molekularen Verschiedenheit unmittelbar benachbarter Anlagen entsprechend, die fibrilläre Struktur von je zwei sich unmittelbar berührenden Plättchen hinsichtlich ihrer Richtung verschieden ist.

Es darf hier daran erinnert werden, daß schon bei gewissen frei lebenden Protistenzellen (Coccolithophoridae) die als Gehäuse abgeschiedenen Kalkplättchen in benachbarten Schichten rechtwinkelig gekreuzt liegen (vergl. oben Fig. 46 b p. 443), ein Verhalten, welches sich schwer anders als durch direkte Beeinflussung seitens der Zelle bei der ersten Ablagerung deuten lassen dürfte. Noch wichtiger sind gewisse später zu besprechende Fälle, wo man direkt sehen kann, wie Sekret (Chitin) nicht an der ganzen freien Oberfläche einer Zelle, sondern nur an bestimmten Kanten, und zwar abwechselnd an gekreuzten Paaren erfolgt (Kantensekretion).

Für die hier vertretene Auffassung, daß es wesentlich auf die Schaffung von Kristallisationszentren in bestimmter Anordnung und von bestimmter Form und Struktur ankommt, möchte ich schließlich auch den Umstand geltend machen, daß es mir gelungen ist aus Lösungen zufällig Reihen von Kalkgebilden zu erhalten, deren Struktur und große Regelmäßigkeit immerhin einen Vergleich mit den plattigen Elementen der Gastropodengehäuse nahelegt (Fig. 190).

F. Der Chemismus der Kalkabsonderung.

In Anbetracht der Tatsache, daß speziell das Seewasser normalerweise außerordentlich arm an $CaCO_3$ ist, erscheint es wichtig, die chemischen Vorgänge bei der Absonderung so massiger Kalkbildungen,



a



b

Fig. 190. Künstlich erzeugte Strukturen von ähnlicher Art, wie sie in den Blätterschichten der dickerschaligen Gastropoden als Bauelemente vorkommen. (Nach Biedermann.)

wie sie in den Schalen von Muscheln und Schnecken vorliegen, noch einer näheren Betrachtung zu unterziehen. Da es sich um einen typischen Sekretionsprozeß handelt, so kommen ja die absoluten Mengen des verfüglichen Calciumkarbonates nicht in Betracht, aber es ist darum doch von wesentlichem Interesse, die Mengenverhältnisse und den Zustand des Kalkes in den tierischen Flüssigkeiten (Blut) zu kennen, welche das unmittelbare Sekretionsmaterial liefern. Ueber die Zusammensetzung des Blutes der Najaden liegen aus älterer Zeit Angaben von C. Schmidt (155) und C. Voit (185) vor. Beide stimmen darin überein, daß das Blut auffallend wenig gelöste Substanzen enthält:

	Anodonta (Schmidt)	*Margaritana* (Voit)
Trockensubstanz	= 0,807 Proz.	0,311 Proz.
organische Substanz	= 0,408 „	
CaO	= 0,186 „	
$CaSO_4$, NaCl u. Na_3PO_4	= 0,033 „	
Calciumphosphat	= 0,034 „	

In neuerer Zeit hat Griffiths (68) das Blut einiger Muscheln, darunter auch *Anodonta cygnea*, sowie anderer Mollusken untersucht. Er fand bei *Anodonta* den Aschegehalt des Blutes im Mittel zu 1,002 Proz., den CaO-Gehalt der Blutasche zu 3,61 Proz., also auf 100 Teile Blut 0,032 g. Bei anderen Mollusken bewegen sich die Zahlen für den CaO-Gehalt des Blutes zwischen 0,034—0,074 Proz. Bemerkenswert ist dabei, daß der Kalkgehalt bei Wirbellosen, die

gar keine Kalksekrete bilden, zum Teil ansehnlich höher ist: so betrug bei 11 Arten von Anneliden die Blutasche im Mittel 3,57 und deren CaO-Gehalt im Mittel 3,33; daraus folgt im Blut = 0,13 Proz., also viel mehr als bei Mollusken (und Krebsen). Aehnliches ergab die Untersuchung von 6 Raupenarten (CaO im Blut 0,086 Proz.), (zit. nach Bütschli, 30).

„Die beiden nächstliegenden Gedanken über die Form, in welcher CaO im Blute enthalten sein könnte und die auch schon öfters geäußert wurden, sind: ihn entweder als Calciumbikarbonat oder als Kalkalbuminat (C. Schmidt) darin anzunehmen. Gegen die erstere Voraussetzung könnte angeführt werden, daß das Blut von *Anodonta* beim Erwärmen und Kochen im Vakuum sich nicht trübt. Anders verhält es sich dagegen bei freiem Kochen in Röhrchen, wobei es nicht gerinnt. Hierbei trübt es sich und die mikroskopische Untersuchung ergibt, daß dies von kleinen Calcitrhomboëdern herrührt, die sich abgeschieden haben (Bütschli)." Beim Eintrocknen scheidet sich der größte Teil des Kalkes in Form feiner Calcosphäriten aus. Sehr leicht zersetzliche große Kristalle, deren Form an die des Trippelphosphates erinnert, entstehen im stark abgekühlten Blut von *Helix* und *Anodonta* (am besten bei 0°). (Biedermann, 11.) Sie wurden von Bütschli als wasserhaltiger kohlensaurer Kalk ($CaCO_3 + 6H_2O$) erkannt. Es wird von denselben noch später bei Besprechung der Crustaceenpanzer näher die Rede sein. Gegen das Vorhandensein von Kalkalbuminat im Blute scheint Bütschli (l. c.) namentlich auch der Umstand zu sprechen, daß CO_2 oder CO_2-haltiges Wasser keine Abscheidung von Kalk bedingt. Dagegen entstehen bei Zusatz von Na_2CO_3 oder $NaHCO_3$ sehr rasch feine Calcosphäriten. Schon Schmidt und Voit geben an, daß das Muschelblut bei Zusatz von Säure „nicht brause". Bütschli sah in frischem Muschelblut eine geringe Menge feiner Gasbläschen auftreten, wenn etwas 12-proz. HCl zugefügt wurde; bei vorher im Vakuum ausgepumpten Blut wurde die Reaktion nicht beobachtet. Ein geringer Gehalt an Ammon (in Form von kohlensaurem oder karbaminsaurem Ammon) ließ sich mit Sicherheit feststellen

Auf Grund aller dieser Erfahrungen hält Bütschli die Frage, in welcher Form der Kalk im Blute enthalten ist, zunächst nicht für sicher entscheidbar. „Auszuschließen dürfte zwar jedenfalls sein, daß er sich (wie C. Schmidt seinerzeit annahm) als Kalkalbuminat findet. Ebenso spricht wenigstens das Verhalten des Krebsblutes auch gegen die neuerdings wieder von Fürth (60) vertretene, naheliegende Meinung, daß er einfach als saurer kohlensaurer Kalk gelöst sei. Klar dürfte jedenfalls sein, daß er sich seiner Hauptmenge nach in Verbindung mit CO_2 oder Karbaminsäure befinden muß, wofür ja die Abscheidung von Calcosphäriten aus Muschelblut beim Eintrocknen spricht." Bütschli hält es nicht für ausgeschlossen, „daß der in so geringer Menge vorhandene Kalk einfach als amorphes Karbonat gelöst ist. Es ist ja bekannt, daß sehr schwache Lösungen von Kalksalzen, namentlich bei Gegenwart gewisser anderer Salze (NaCl findet sich in erheblicher Menge im Blute) bei Zusatz von wenig Na_2CO_3 oder $(NH_4)_2CO_3$ längere Zeit klar bleiben und den Kalk erst allmählich als $CaCO_3$ abscheiden. Ueberschüssige CO_2 im Blute könnte die Löslichkeit der $CaCO_3$ nur befördern, ohne daß er bei dem Austreiben der CO_2 auszufallen brauchte" (Bütschli).

Eine physiologisch-chemische Erklärung der Schalenbildung bei Muscheln auf Grundlage der Sekretionstheorie hat schon v. Hessling (79) zu geben versucht. Nach ihm zerfällt der aus dem Innern des Tieres kommende, schalenbildende Stoff bei seiner Absetzung auf der Oberfläche des Mantels durch die Kohlensäure des Wassers in unauflösliches Conchiolin und $CaCO_3$.

Aehnlich äußert sich auch Pagenstecher (Allgem. Zool., Bd. 4, p. 493), welcher glaubt, daß das Sekret, welches zum Zwecke der Schalenbildung geliefert wird, sich durch einen besonders hohen Kalkgehalt auszeichnet und hält es mit Rücksicht auf das Verhalten des Calciumkarbonates und der Eiweißkörper in bezug auf Kohlensäure „im allgemeinen für begreiflich", daß aus der abgesonderten Flüssigkeit „sich der Kalk zum Teil aussondert, während der organische Anteil mit Festhaltung eines anderen Teiles des Kalkes hautartig fest wird, wenngleich die Einzelheiten des chemischen Vorganges nicht übersehbar sind".

Besondere Berücksichtigung für die einschlägigen Fragen kommt aus älterer Zeit den Arbeiten C. Schmidts (l. c.) zu, der schon im Jahre 1845 ausgedehnte Experimente über die physiologisch-chemischen Vorgänge bei der Schalenbildung anstellte und dabei zu Resultaten gelangte, die noch heute volles Interesse verdienen. Für ihn besteht die Funktion des Mantelepithels darin, „das Blut zu zerlegen, eine schon durch die Kohlensäure der Luft oder des Wassers zersetzbare Verbindung von Albumin mit Kalk gegen die Schale hin zu sezernieren, den phosphorsauren Kalk dagegen zurückzuhalten und den Organen zurückzuliefern, die seiner zum Zellbildungsprozeß bedürfen". Er fand die Mantellappen von *Unio* auffallend reich an Calciumphosphat. „Dagegen hinterließ der zwischen Schale und Mantel befindliche formlose Schleim (das Sekret?) beim Einäschern eine farblose Asche, die unter starkem Brausen in Säuren löslich, fast nur $CaCO_3$ enthielt. Dieser präexistierte jedoch in diesem Schleim nur zum kleinsten Teil, indem Säuren in dem letzteren nur unbedeutende Gasentwicklung veranlaßten, Oxalsäure jedoch sogleich einen dicken, weißen aus oxalsaurem Kalk und Albumin bestehenden Niederschlag hervorbrachte. Der Kalk war also in Form einer leicht zersetzbaren Verbindung mit Albumin als lösliches Kalkalbuminat enthalten." . . . . „Dies eigentümliche Kalkalbuminat wird also durch die Epithelzellen in freies Albumin und basischen Albuminkalk zerlegt; letzterer wird als formlose Masse gegen die Schale hin abgesondert, um als solcher, fast unorganisiert, den Gesetzen der Kristallisation folgend zur Verdickung derselben beizutragen; ersteres geht mit dem phosphorsauren Kalk wieder in den Kreislauf über."

Man wird diesen zunächst rein hypothetischen Annahmen eine besondere Bedeutung nicht beizumessen brauchen und doch die Wichtigkeit des Nachweises so großer Mengen von Calciumphosphat im schalenbildenden Mantelgewebe anerkennen müssen, besonders in Hinblick darauf, daß, wie ich gezeigt habe, vorzugsweise phosphorsaurer und nicht kohlensaurer Kalk primär beim Schalenwachstum von *Helix* und *Anodonta* abgelagert wird.

Auch Moynier de Villepoix (l. c.) glaubt, daß der Kalk mit Eiweißsubstanzen gemengt im schalenbildenden Sekret enthalten sei und zwar gelöst als doppeltkohlensaurer Kalk: „Le carbonate de chaux

absorbé par l'animal ou résultant de la décomposition dans l'organisme des sels de chaux absorbés, doit s'accumuler dans les cellules épithéliales de celui-ci, d'où il est expulsé au dehors, en mélange avec l'albumine sous forme de mucus. Il m'a paru simple et conforme aux procédés habituels de la nature, d'admettre que c'est à la faveur de l'acide carbonique provenant des combustions de l'organisme, que le sang peut se charger du carbonate calcaire, qu'il transporte ainsi dissous, jusqu'aux cellules épithéliales. Le mucus une fois déversé au dehors par ces dernières, la cristallisation du calcaire ne serait plus qu'une question de séparation moléculaire: la dissociation du bicarbonate en dissolution dans le liquide devant forcément amener la cristallisation du carbonate en mélange avec l'albumine à l'état de calcosphérites de formes variables."

Eine sehr sonderbare Theorie über die Abscheidung des $CaCO_3$ in tierischen Organismen, speziell den Molluskenschalen, hat STEINMANN (163, 164) entwickelt. Er legt vor allem großes Gewicht darauf, daß es ihm gelungen ist, „Calcosphärite" in Eiweißlösungen zu erzeugen ohne Zusatz von kohlensaurem Alkali. „Bringt man auf einen Objektträger einen Tropfen klaren, geruchlosen aber schwach alkalisch reagierenden Eiweißes (aus einem Hühnerei entnommen) mit etwas konzentrierter $CaCl_2$-Lösung oder mit Kristallen dieser Substanz zusammen, so scheiden sich sehr bald (nach 5—10 Minuten) zahlreiche kugelige Körper aus, die eine Trübung der vorher klaren Lösung hervorrufen. Dieselben zeigen zwischen gekreuzten Nicols das schwarze Kreuz und häufig auch die Farbenringe einachsiger Sphärokristalle mit negativ optischem Charakter, lösen sich in verdünnten Säuren unter Brausen auf und hinterlassen einen organischen Rückstand von gleicher Gestalt." . . . „Wird der Versuch in größerem Maßstabe und mit verdünnter Chlorcalciumlösung angestellt, so bilden sich außer den regelmäßig kugeligen ‚Calcosphäriten' Zwillings- und Vierlingskörper ‚Conostaten' (HARTING) feste Krusten oder größere Kugeln, die durch Zusammentreten der Calcosphärite entstehen . . . . die Eiweißsubstanz nimmt dabei den Charakter des Conchiolin an, sie wird weiß und fast ganz unlöslich in Alkalien wie in Säuren; nach längerem Stehen in mehrfach erneutem Wasser färbt sie sich bräunlich wie die Conchiolinmassen, welche die unbeschalten Körperteile vieler Mollusken überziehen. Kurz, es entstehen auf diese Weise dieselben Produkte, wie sie HARTING unter Zusatz von kohlensauren Alkalien erhielt." (STEINMANN, l. c.)

Hieraus folgert STEINMANN, daß es das Eiweiß resp. Proteïnstoffe seien, welche den „kohlensauren Kalk aus Chlorcalcium oder $CaSO_4$" bei der Bildung der Schalen „niederschlagen", was wohl daher rühre, daß Eiweiß leicht „durch fermentative Prozesse in großen Mengen kohlensaures Amoniak produziere", welches seinerseits die gelösten Kalksalze als $CaCO_3$ fälle. Auch „das kohlensaure, bzw. karbaminsaure Ammoniak, welches nach DRECHSEL in den tierischen Säften enthalten ist", könne zur Abscheidung des $CaCO_3$ beitragen.

In konsequenter Weiterverfolgung seiner Vorstellungen über die chemische Ursache der Kalkabscheidung gelangte STEINMANN schließlich zu der wunderlichen Vorstellung, daß der kohlensaure Kalk der Molluskenschalen, ja überhaupt tierischen Kalkgebilde entstehe, indem Eiweiß, „das aus der Lebenstätigkeit des tierischen Organismus ausgeschaltet werde", infolge bakterieller Zersetzung (Fäulnis) kohlen-

saures Ammoniak bilde, welches nun die Kalksalze des Mantelsekretes als $CaCO_3$ ausfälle. STEINMANN geht aber sogar so weit für die Verdickung der Schalen Calciumkarbonat in Anspruch zu nehmen, welches durch solche Fäulnisprozesse aus Kalksalzen des umgebenden Wassers (Meerwasser) gebildet werde. „Bekanntlich“, sagt er, „entsteht die Molluskenschale durch Verhärtung (Verkalkung) einer strukturlosen, eiweißhaltigen Schleimmasse, welche vom Epithel des Mantels erzeugt wird; aus derselben geht sowohl die Porzellanschicht wie auch die Perlmutterlage hervor..... Wird Chlorcalciumlösung zu Molluskenschleim zugesetzt, so scheiden sich, einerlei ob derselbe an und für sich unter natürlichen Verhältnissen Schale bildet (*Unio*) oder nicht (*Limax*), zahlreiche Calcosphäriten aus, wärend derselbe Schleim sich selbst überlassen, weniger reichliche oder gar keine Kalkausscheidung liefert. Hieraus geht hervor, daß die Schalensubstanz auch aus dem umgebenden Medium Kalksalze niederschlägt und dadurch eine Volumvermehrung erfahren kann“ (bei Wassermollusken). Die relative Dickschaligkeit der marinen Mollusken im Vergleich mit der im allgemeinen dünnen Schale der Landmollusken würde nach STEINMANN hauptsächlich auf einer derartigen Einwirkung des umgebenden Mediums beruhen.

Es wird nicht recht klar, wie sich STEINMANN eine solche direkte Mitwirkung des umgebenden Wassers eigentlich denkt. Daß es sich nicht um einen überall gleichmäßig erfolgenden Niederschlag auf der Schalenoberfläche handeln kann, ist ja selbstverständlich und erscheint schon dadurch ausgeschlossen, daß man tatsächlich über und auf dem Periostracum der Muscheln niemals Schalensubstanz findet. Es bliebe also nur eine Mitwirkung des Wassers an den normalen Wachstumszonen der Schale übrig, d. h. am Mantelrande und an der Manteloberfläche. Die letztere, von welcher erfahrungsgemäß das Dickenwachstum der Schale fast ausschließlich abhängt, ist aber doch vor jeder unmittelbaren Berührung mit Wasser völlig geschützt und vom Mantelrande hängt im allgemeinen nicht sowohl das Dicken- als vielmehr das Flächenwachstum ab. Auch ist es ja sicher, daß während der Schalenbildung (die außerdem nur zu einer bestimmten Zeit des Jahres erfolgt) der betreffende Mantelabschnitt mit dem Schalenteil, welcher wachsen soll, so lange in innigster Berührung steht und bleibt, bis das gelieferte Sekret erstarrt ist, so daß zunächst gar nicht recht einzusehen wäre, wie und wo denn eigentlich das Wasser einen Angriffspunkt finden sollte.

Im übrigen sind die Umstände, von welchen sowohl bei Wasser- wie bei Landmollusken die Dicke der Schale abhängt, sehr mannigfach und keineswegs so eindeutig, wie STEINMANN zu glauben scheint. (Ueber die letzteren vgl. H. JORDAN, 87.)

J. MURRAY und R. IRVINE (118) haben seinerzeit darauf hingewiesen, daß bei Vergleichung von kalkabscheidenden Tieren aus verschiedenen Tiefen äquatorialer Meeresstriche sich unzweifelhaft mit zunehmender Tiefe eine Abnahme in der Massenhaftigkeit der Kalkbildungen geltend macht und es scheint, daß diese Tatsache mit dem Absinken der Temperatur in gleicher Richtung zusammenhängt. Auf denselben Umstand bezieht MURRAY die verschiedene Verteilung kalkabsondernder pelagischer Organismen in den oberen Schichten verschieden temperierter Meere. Während in warmen tropischen Ge-

wässern zahlreiche Arten von schwimmenden Pteropoden, Heteropoden, Gasteropoden, Foraminiferen, Coccosphären und Rhodosphären (Kalkalgen) leben [MURRAY schätzt die Menge $CaCO_3$, welche innerhalb der Wassermasse eines tropischen Meeres von 100 Faden Tiefe und 1 Quadratmeile Ausdehnung in den Kalkschalen hier lebender Organismen deponiert ist, auf etwa 15 Tonnen (tons)], nimmt die Zahl der Arten und Individuen solcher Organismen sowie die Dicke ihrer Kalkschalen nach Norden mehr und mehr ab und in den polaren Regionen finden sich nur ein oder zwei dünnschalige Pteropoden und ebensoviele zwerghafte pelagische Foraminiferen. Es scheint also, daß die Kalkabsonderung seitens tierischer (und pflanzlicher) Organismen durch eine höhere Temperatur des Wassers wesentlich gefördert wird. Ich glaube, daß man hierin bei unbefangener Prüfung kaum etwas anderes erblicken kann als den allgemeinsten Ausdruck der Tatsache, daß überhaupt das Tier- und Pflanzenleben in allen seinen Aeußerungen wenigstens im allgemeinen in dem Sinne von der Temperatur abhängt, daß die Zahl und Mannigfaltigkeit der Formen, sowie deren Größe und Schönheit mit steigender Wärme zunimmt. MURRAY hält aber in bezug auf den gegebenen Fall einen ganz anderen Umstand offenbar für viel wesentlicher, als die gesteigerte Lebensenergie der in wärmeren Gewässern lebenden Mollusken. MURRAY und IRVINE (l. c.) weisen darauf hin, daß Seewasser dort am reichsten an Ammoniaksalzen ist, wo sich tierisches Leben am reichsten entfaltet, wie z. B. im warmen Korallenmeer. Hier wird durch die hohe Temperatur die Zersetzung organischer Substanzen ganz besonders befördert, so daß reichlich Kalkkarbonat entsteht, welches nun den Korallen und Mollusken als geeignetes Baumaterial zur Verfügung steht. („Thus the whole of the lime-selts in seawater may under these circumstances be changed into carbonate and in this way be presented to the coral and shell builders in the form suitable for their requirements“).

Um zu erfahren, ob außer $CaCO_3$ auch andere Kalksalze von Organismen zur Bildung von $CaCO_3$ verwendet werden können, haben MURRAY und IRVINE (l. c.) einige Versuche angestellt, die freilich nicht unmittelbar mit dem Problem der Bildung der Molluskenschalen zusammenhängen. Eine Anzahl Hühner wurde in einen Holzkäfig gebracht und sorgfältig von ihrer Nahrung alle gewöhnlichen Quellen von $CaCO_3$ ferngehalten. Nach wenigen Tagen hatten die Eier, welche die Hühner legten, statt einer Kalkschale nur eine häutige Hülle. Dann setzte man ihrer Nahrung nach und nach Ca-Phosphat, Ca-Nitrat und Silikat zu und jeder solche Zusatz veranlaßte das Wiedererscheinen der Eierschale in der normalen Form des $CaCO_3$. Mit Mg- oder Sr-Salzen blieben die Eier ohne Schalen. In künstlichem Seewasser mit Ausschluß des $CaCO_3$ wurde Verkalkung des Chitinpanzers bei Krabben in ganz normaler Weise beobachtet (? B.). Das ursprünglich neutrale Wasser hatte dabei nach kurzer Zeit eine deutlich alkalische Reaktion angenommen und zwar, wie sich ergab, infolge von Zersetzung N-haltiger Substanzen unter Bildung von $(NH_4)_2CO_3$. Dieser Umstand brachte nun die genannten Forscher auf die Vermutung, daß solche Fäulnisprozesse (Zersetzungsprozesse organischer Substanzen), die sich ja im Meerwasser stets und allerorts vollziehen, für die Kalkabscheidung seitens der schalen- und skelettbildenden Organismen eine außerordentlich große Bedeutung besitzen,

indem durch das gebildete $(NH_4)_2CO_3$ auch andere im Meerwasser enthaltene Kalksalze in $CaCO_3$ übergeführt werden. Es wird nicht recht klar, warum eigentlich die genannten Autoren einen solchen chemischen Prozeß für besonders zweckdienlich halten, da sie ja doch sich überzeugt zu haben glauben, daß jedes beliebige Kalksalz verwendbar sei, und wenn nicht beständig von „Absonderung" des $CaCO_3$ die Rede wäre, so könnte man fast auf die Vermutung kommen, daß Murray und Irvine, wie später durch ihre Bemerkungen offenbar mitangeregt, Steinmann, dem umgebenden Wasser einen direkten Einfluß auf die Schalenbildung zuschreiben wollen, etwa in der Art, daß sich infolge der Entwicklung von $(NH_4)_2CO_3$ $CaCO_3$ an den Orten des Schalen- resp. Skelettwachstums (bei Korallen) aus dem Seewasser niederschlägt. Nur unter solcher Voraussetzung erscheinen Versuche wie die folgenden überhaupt verständlich. Es wurde Seewasser mit Harn gemischt und bei einer Temperatur zwischen 60—80° F (15—20° C) gehalten. Nach einiger Zeit waren alle im Seewasser anwesenden Kalksalze als Karbonat oder Phosphat niedergeschlagen.

In einem anderen Falle wurden einige kleine Krebse in 2 Liter gewöhnlichen Seewassers gebracht und daselbst mit Fleisch gefüttert. Das Wasser wurde nicht erneuert und die Krebse starben als es in Fäulnis geriet; es fand sich, daß aller Kalk als Karbonat gefällt war. Hieraus soll doch wohl gefolgert werden, daß derartige Vorgänge auch für die Fixierung des $CaCO_3$ in den Kalkschalen und Kalkskeletten von Bedeutung sind. Darüber lassen die weiteren Auseinandersetzungen keinen Zweifel. Murray und Irvine weisen darauf hin, daß Seewasser dort am reichsten an Ammoniaksalzen ist, wo sich tierisches Leben am reichsten entfaltet, wie z. B. im Korallenmeer. Hier wird durch die hohe Temperatur die Zersetzung organischer Substanzen ganz besonders befördert, so daß reichlich Kalkkarbonat entsteht, welches nun den Korallen und Muscheln als geeignetes Baumaterial zur Verfügung steht (l. c. p. 164). („Thus the whole of the lime salts in sea-water may, unter these circumstances, be changed into carbonate, and in this way may be presented, to the coral and shell builders in the form suitable for their requirements.") Noch bedenklicher erscheint die durchaus hypothetische Annahme, daß die betreffenden Organismen auch während ihres Lebens beständig kohlensaures Ammoniak abscheiden. Dieselbe stützt sich im wesentlichen auf folgende Beobachtungen. Es wurde der frische „Saft" von lebenden Austern gesammelt und sofort untersucht. „Er schien eine Mischung von Lymphe mit unverändertem Seewasser zu sein. Sein spezifisches Gewicht war 1,023, was eine beträchtliche Beimischung von frischem oder Flußwasser andeutete. Diese Flüssigkeit enthielt im Liter 0,1889 g mehr Kalksalze als im Seewasser von demselben spezifischen Gewicht vorhanden sind; ihr Alkaligehalt war um 0,2581 g pro Liter größer als der des Seewassers von demselben spezifischen Gewicht. Diese Flüssigkeit enthielt somit eine Anhäufung von Kalksalzen (in Ueberschuß über die im Seewasser vorhandenen) von 0,1889 g pro Liter, deren größter Teil als Karbonat in Lösung war, wahrscheinlich in einem amorphen oder hydrierten Zustande." (? B.) „Offenbar ist dies verursacht durch eine direkte Absonderung von $(NH_4)_2CO_3$ durch die Zellen des lebenden Tieres,

welches auf das Kalksulfat des Seewassers reagierend, imstande ist, 9/10 der vorhandenen löslichen Kalksalze als Karbonat auszufällen." In der Tat wurden in der Austernflüssigkeit Ammoniaksalze in großem Ueberschuß über die im gewöhnlichen Seewasser vorhandenen gefunden. Selbst wenn man diese Angabe durchaus zugeben will, scheint doch noch ein weiter Schritt zu der Hypothese einer ständigen NH_3-Absonderung seitens des Tieres zu bestehen.

Man sieht, daß diese Versuche wenig geeignet sind, der Fäulnistheorie STEINMANNS, die in letzter Zeit auch von seiten BÜTSCHLIS (l. c.) eine abfällige Kritik erfahren hat, als Stütze zu dienen und wir sind weiter denn je davon entfernt, die Bildung der Molluskenschalen und anderer Kalkskelette als „eine einfache chemische Reaktion" zu begreifen. Durch die Untersuchungen von HERBST ist für Echinodermenlarven durch die von MAAS für Kalkschwämme festgestellt worden, daß der kohlensaure Kalk, wenn auch nur in Spuren im Seewasser vorhanden, dennoch unentbehrlich ist; andererseits genügt aber das ($CaCO_3$) für sich allein nicht vollkommen, sondern es muß außerdem auch noch das Sulfat resp. ein anderes lösliches Kalksalz ($CaCl_2$) vorhanden sein. Man dürfte kaum fehlgehen, wenn man ein analoges Verhalten auch bei anderen kalkabscheidenden Seetieren annimmt. Eine eigentümliche, noch sehr unklare Rolle spielt bei der Schalenbildung der Mollusken der phosphorsaure Kalk. Die große Menge von Phosphat in den primären Schalenschichten und im „bauenden" Mantelrand selbst beweist dies ohne weiteres. Auch hat ja schon vor längerer Zeit BARFURTH (3a) den Nachweis geliefert, daß bei *Helix* der in den Kalkzellen der Leber aufgespeicherte phosphorsaure Kalk bei der Schalenbildung Verwendung finden kann, wie sich besonders bei der Ausbesserung von Verletzungen des Gehäuses, sowie namentlich bei der Bildung des besonders phosphatreichen Winterdeckels (Epiphragma) zeigen läßt.

Im Hochsommer sind die Kalkzellen der Leber zahlreich und die einzelnen Zellen mit Körnern von Calciumphosphat geradezu vollgepfropft; je näher der Winter kommt, desto mehr nimmt sowohl die Zahl der Kalkzellen, wie auch der in ihnen liegenden Kalkkörper ab. BARFURTH hat sich von dieser Tatsache nicht nur mit dem Mikroskop, sondern auch durch quantitative Untersuchung überzeugt.

Nach BARFURTH beträgt bei eingedeckelten Individuen von *Helix pomatia* mitten im Winter der Aschengehalt der trockenen Lebersubstanz 10,26 Proz. Sobald aber die Tiere im Frühjahr den Deckel abgeworfen haben und zu fressen beginnen, steigt der Aschengehalt der Leber rapide. BARFURTH fand im Mai 20,24 Proz., im September 25,72 Proz. Asche.

Da nun, wie BARFURTH fand, der hohe Aschen- (also auch Ca-) Gehalt der Leber im Herbste unmittelbar nach dem Eindeckeln wieder enorm (auf etwa 10 Proz.) herabsinkt, so liegt die Vermutung nahe, daß dies mit der durch die Bildung des Winterdeckels veranlaßten bedeutenden Ausscheidung von Kalk zusammenhängt, was um so wahrscheinlicher wird, wenn man berücksichtigt, daß gerade der Deckel im Gegensatze zur Schale einen beträchtlichen Gehalt an Ca-Phosphat zeigt. So enthält nach B. WIEKE (BRONNS Klassen und Ordnungen, p. 1187) das Epiphragma von *Helix*

$CaCO_3$	86,75	Proz.,	die Schale	dagegen			96,07	Proz.
$MgCO_3$	0,96	„	„	„	„		0,98	„
phosphorsaure Erden	**5,36**	„	„	„	„		**0,85**	„
„ Eisen	0,16	„	„	„	„		—	„
Kieselerde	0,35	„	„	„	„		1,15	„
organische Substanz	6,42	„	„	„	„		0,95	„

Auch Döring (43) fand im Epiphragma 5,8668 Proz. phosphorsauren Kalk und Barfurth 3,83 Proz. Phosphorsäure. Zugunsten obiger Vermutung spricht vor allem auch der Umstand, daß nach Barfurth der Mantel kurz vor dem Eindeckeln verhältnismäßig reich an Phosphorsäure ist, die sonst darin fast gänzlich fehlt, während die Leber entsprechend ärmer an Phosphaten geworden ist, und zwar zeigte sich, daß der Winterdeckel „fast genau so viel H_3PO_4 enthält wie die aus der Leber verschwundenen anorganischen Bestandteile".

Was nun die Frage betrifft, ob der Kalkvorrat der Leber auch dem Schalenbau zugute kommt, so hat Barfurth jedenfalls das eine konstatiert, daß der Kalkgehalt der Leber bei *Helix pomatia* eine erhebliche Verminderung erfährt, wenn der Bedarf des Tieres an Kalk steigt, indem man es durch teilweise Entfernug der Schale zwingt, die Schäden auszubessern. „Während bei normalen Sommertieren die Mineralbestandteile der Leber 25,72 Proz. der Trockensubstanz ausmachten, betrugen sie bei 4 Tage vorher operierten Tieren nur noch 16,99 Proz." Kontrollversuche zeigten, daß das Absinken des Aschengehaltes nicht auf das Fasten der Versuchstiere zu beziehen ist. Ob, wie zu erwarten ist, auch beim normalen Schalenwachstum im Frühsommer das Calciumphosphat der Leber Verwendung findet, ist bis jetzt nicht sicher erwiesen.

G. Die äußeren Schalenskulpturen.

Eine der größten Schwierigkeiten, welche sich stets der rückhaltslosen Anerkennung der Sekretionstheorie entgegenstellte und mit dieser anscheinend unvereinbar ist, bildete schon in der allerersten Zeit wissenschaftlicher Beschäftigung mit den Molluskenschalen die Erklärung der so überaus mannigfaltigen Skulpturen der äußeren Oberfläche bei Schnecken und Muscheln. Schon Hérissant (78) machte zugunsten seiner Annahme eines selbständigen inneren Wachstums der Schalen den Umstand geltend, daß das so häufige Vorkommen von Auswüchsen und Stacheln anders gar nicht zu erklären sei. In der Tat stehen wir hier vor einer nicht unerheblichen Schwierigkeit ähnlicher Art, wie sie sich auch bei einzelnen Zellen der Deutung der oft überaus komplizierten Reliefzeichnungen Skulpturen und Verzierungen an der äußeren Oberfläche der Zellmembran resp. Cuticula entgegenstellt (Peridineen, Diatomeen, Pollenkörner, Sporen, Insekteneier). Es kann, wie in früheren Kapiteln erörtert wurde, gegenwärtig kaum bezweifelt werden, daß in jedem solchen Falle die zentrifugalen Wandverdickungen das Produkt lebenden Plasmas sind, welches entweder durch Poren der Membran nach außen dringt und sich auf der Oberfläche als extramembranöses Plasma ausbreitet oder aber anderen

umgebenden Zellen angehört. Der Gedanke liegt nahe, in gewissem Sinne ähnliche Verhältnisse auch bei Entstehung der makroskopischen oft äußerst massigen Skulpturen der Molluskenschalen anzunehmen, derart, daß etwa die schalenbildende Epithelfläche des Mantels wenigstens zeitweise mit der äußeren Schalenfläche in direkte Berührung kommt.

In der Tat ist ein solches Verhalten schon vor langer Zeit von LEYDIG (102) an *Paludina vivipara* beobachtet worden. Er sah, daß der Mantelsaum dieser Schnecke während einer bestimmten Zeit des Embryonallebens an der rechten Seite drei Fortsätze trägt, die anfangs nur warzenförmig gestaltet sind, sich aber schließlich zu drei langen fingerförmigen Verlängerungen ausbilden, die auf der Schale des Tieres Abgüsse von der Form einer spitz zulaufenden Hohlkehle erzeugen.

„Man unterscheidet zunächst die Längsleisten, welche leicht bogig und weit auseinandergehend verlaufen und einen zackigen freien Rand haben; zwischen je zwei ausgeprägten Leisten zieht noch die Spur eines dritten solchen Leistchens. Die Zacken des freien Randes der Leisten erheben sich in kurze Dornen oder in haarähnliche Bildungen von verschiedener Länge oder in dreiseitige Blattgebilde, die ebenfalls wie Haare sich ausnehmen können, aber quer abgestutzt aufhören. Weiterhin bemerkt man noch zarte Quererhebungen, die, indem sie sich an bestimmten Stellen verdicken, die gröberen Ringwülste erzeugen. Bei starker Vergrößerung ist ersichtlich, daß jede der zarten Querleisten schon aufs zarteste gekerbt ist. Ueber die haarähnlichen Blattgebilde geht die Querskulptur als feines Streifensystem weg. Die ‚Haare‘ stehen in drei Linien mit der Spirale verlaufend.“ (LEYDIG.)

Aeußere Reliefbildungen fehlen auch unseren Landschnecken nicht und verdienen, wiewohl vergleichsweise wenig entwickelt, doch wegen ihrer Wichtigkeit für die Theorie der Schalenbildung alle Beachtung. So finden sich bei *Helix personata* an der Oberfläche „wellenförmig angeordnete Leistchen, die teils einzeln, teils verbunden, sich schuppenartig erheben. Sie gehören, wie die braunen Haare, der Cuticula an, durch welche die sich kreuzenden Schichten der Kalklage durchschimmern“ (LEYDIG, 101). Die hornbraune Cuticula der *Helix obvoluta* erhebt sich ebenfalls in dreieckige Leistchen, die sich von der Fläche wie Schüppchen, von der Seite wie kurze Härchen ausnehmen. Die merkwürdigste Skulptur unter den einheimischen Pulmonaten besitzt *Helix incarnata*. Das frische Gehäuse sieht wie bereift aus, matt und glanzlos; die Ursache sind winzige Schüppchen, zwischen welchen sich Leistchen hinziehen. Aehnliche Bildungen, die sich leicht abwischen lassen, kommen auch bei *Helix fruticum* und *Helix hispida* vor (LEYDIG, 101, Taf. 13, Fig. 24). Die Schale von *Helix lapicida* zeigt bei Lupenvergrößerung eine „Körnelung“, die sich unter dem Mikroskop in „ein System von hohen Falten auflöst, die gekrümmt und gebuchtet verlaufend, an Gebirgszüge erinnern können“. Es scheint, daß die Skulpturen, welche bei den Heliciden im allgemeinen dem Periostracum (Cuticula) angehören, eine sehr verschiedene Entstehung haben können. Bei *Helix pomatia* erheben sich, wie dies schon NATHUSIUS V. KÖNIGSBORN (l. c. p. 57) ganz zutreffend beschrieben und abgebildet hat, Längswülste, „welche in annähernd parallelen, aber nicht fortlaufenden, sondern abgebrochenen Linien quer über die Anwachsstreifen, also in der Richtung der Spirale gehen“. Wie man sich am jungen noch nicht verkalkten Schalenrande

leicht überzeugt, sind jene „Wülste“ Längsfalten der Cuticula also von der Innenseite her gesehen Hohlrinnen, die nach außen konvex vorspringen und durch eine entsprechende Faltenbildung der die Cuticula ausscheidenden Epithelschicht verursacht sind. (Ueber die sehr merkwürdige Struktur der Falten vgl. BIEDERMANN, 10, p. 102.)

Bei *Helix aspersa* findet man am jungen Schalenrand in etwa gleichen Abständen undurchsichtige Streifen, welche schief zum Schalenrande verlaufen und sich bei starker Vergrößerung aus zahllosen verschieden großen stark lichtbrechenden gelblichen Kügelchen gebildet erweisen, die, wie die Cuticula selbst, gegen Säuren und Alkalien absolut widerstandsfähig sind. Sie sitzen der äußeren Oberfläche der Cuticula auf, die dadurch lokal verdickt erscheint. Im Grunde der Falte, in welcher das Periostracum entspringt, liegen Zellen, die rundliche, stark lichtbrechende Gebilde enthalten, von ganz demselben Aussehen, wie sie die Oberfläche der fertigen Cuticula bedecken (vgl. Fig. 185c). MOYNIER DE VILLEPOIX glaubt daher auch, daß diese intercellular erzeugten Kügelchen dem noch weichen dünnen Periostracum sozusagen aufgeklebt werden, indem sie in irgendeiner Weise aus den Bildungszellen frei werden. Bei *Helix hispida* erheben sich, wie schon erwähnt, über feine Schüppchen auch noch haarähnliche Fortsätze der Cuticula, die aber zugleich Verlängerungen der Kalkschicht umschließen und daher bei entsprechender Lage zwischen gekreuzten Nicols hell aufleuchten. Wie MOYNIER DE VILLEPOIX (l. c.) gezeigt hat, entstehen diese Härchen in ganz ähnlicher Weise wie die Zähnchen der Radula in jener taschenförmigen Spalte des Mantelrandes, aus der das Periostracum entspringt. Sie werden hier in entsprechend geformten Epitheleinsenkungen sozusagen modelliert und durch Apposition mit der Cuticularmembran verschmolzen (MOYNIER, l. c., Taf. 23, Fig. 86).

Den höchsten Grad der Entwicklung erreichen Schalenskulpturen bekanntlich bei Meerschnecken und zum Teil auch Muscheln. Alle die mannigfachen Leisten, Furchen, Rippen, Knoten und Stacheln, welche, abgesehen von der Färbung, die „Conchylien“ so reizvoll machen, gehören hierher. Wie die Farbenmuster bei den Schnecken sich wohl in allen Fällen auf dem Mantel vorgezeichnet finden, so sind sicher auch vielfach die einfacheren Skulpturen (Längs- und Querwülste, Rippen u. a.) der Schalenoberfläche auf dem Mantel vorgebildet. So fand Gräfin LINDEN (104) bei *Trochus turbinatus*, dessen Schale 11—12 Längsrippen trägt, die gleiche Zahl von Längsleisten auf dem Mantel, deren Lage und Anordnung durchaus den Rippen entspricht (l. c. Taf. 11, Fig. 6 u. 7). Aehnlich verhält es sich auch bei *Murex trunculus*. Nicht in gleicher Weise läßt sich jedoch die Entstehung und das Wachsen der den Schalendurchmesser oft weit übertreffenden Stacheln und Dornen erklären. KÖLLIKER, mit dem ich mich seinerzeit über diese Frage unterhielt, nahm die Gelegenheit wahr, die ausgezeichneten Molluskenkenner Gebrüder SARASIN darüber zu befragen und ich kann nichts Besseres tun, als ihre Antwort wörtlich zu zitieren:

„Die Frage über die Bildung der Stacheln und Dornen an den Schneckenschalen ist durch die Annahme, sie würden von Mantellappen gebildet, bereits völlig richtig beantwortet.

Bei bedornten Schnecken, wie z. B. *Murex*, bildet der Mantel-

rand fingerförmige Fortsätze, welche auf ihrer Außenseite die Dornen als Fortsätze der Schale bilden und zwar jeweils in bestimmten Wachstumsperioden. Zuerst wird vom Mantel und seinen Fortsätzen die Cuticula der Schale ausgeschieden, alsdann die Prismenschicht (gegebenenfalls die Blätterschichten B.) und zuletzt die Perlmutterschicht, wo eine solche vorkommt. Nach Vollendung dieses Vorganges tritt an der Schale und ihren Auswüchsen keine Veränderung mehr ein, als allein diese, daß die Perlmutterschicht von innen her mit dem Alter beständig verstärkt werden kann, besonders auffallend bei Muscheln, wie z. B. *Tridacna.* Schlagen die Lappen des Mantels über die ganze Schale weg, so kann diese völlig mit einer porzellanartigen Kalkschicht überzogen werden, wie bei *Cypraea.* Doch kann wiederum der Mantel fingerförmige Fortsätze bilden, ohne daß es zur Bildung von Stacheln an der Schale kommt, wie bei *Physa.* Auch hierin sind die verschiedenen Organisationen in ihren formbildenden Leistungen von vornherein völlig unberechenbar."

Kölliker macht zu dieser in manchen Punkten anfechtbaren Darstellung noch die Bemerkung, man habe sich vorzustellen, „daß der Umschlagrand des Mantels an seinen beiden Flächen Schale bildet, und daß später der bindegewebige Teil desselben verkümmert, so daß die Schalenbildungen beider Flächen zur Verschmelzung kommen". Auch diese Meinung halte ich für höchst unwahrscheinlich. Wie dem aber auch sein mag, jedenfalls scheint das eine sicher, daß durch nach außen umgeschlagene Teile des Mantels zentrifugale Verdickungen der Schalen erzeugt werden können. Bisweilen scheinen auch noch andere Teile als der Mantel Schalensubstanz abzulagern; so bemerkt Steinmann, daß bei *Argonauta* die Schale nur im embryonalen Stadium vom Mantel allein abgesondert wird, später lagern die verbreiterten Rückenarme eine „Außenschicht" auf die „Mantelschicht" ab. Die seitlichen Ohren der Kapuze von *Nautilus* sollen in ähnlicher Weise zur Schalenbildung beitragen, indem sie die Nabelverdickung absetzen.

Literatur.

Mollusken.

1. ***Anderson, W. S.,*** *The solubility of carbonate of lime in fresh and sea water. Proc. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. 16 (1890), p. 319.*

2. ***Appellöf, A.,*** *Die Schalen von Sepia, Spirula und Nautilus. Kongl. Sv. Vet. Akad. Handlingar, Bd. 25 (1893).*

3. ***Arago, D. F.,*** *Incrustation calcaire d'apparence nacrée. Compt. rend. Ac. de Sc. Paris, T. 2 (1836), p. 476.*

3a. ***Barfurth, D.,*** *Ueber den Bau und die Tätigkeit der Gastropodenleber. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 22 (1883), p. 473 und Biol. Ctbl., Bd. (1883), p. 435.*

4. ***Bather, F. A.,*** *Shell-growth in Cephalopoda (Siphonopoda). Ann. and Mag. of nat. Hist., April 1888, p. 298.*

5. ***de la Beche, H. T.,*** *Researches of the theoretical geology, London 1834, p. 75.*

6. ***van Bemmelen, J.,*** *Over den bouw der schelpen van Brachiopoden en Chitonen. Akad. Proefschrift, Leiden 1882.*

7. — *Untersuchungen über den anatomischen und histologischen Bau der Brachiopoden. Jena. Ztschr., Bd. 16 (1883).*

7a. ***Beck, K.,*** *Anatomie deutscher Buliminus-Arten. Diss. Jena 1912 auch Jenaische Ztschr. 1912.*

8. ***Becquerel, A. C.,*** *Un carbonate de chaux cristalline et de l'action des matières nacrées ou mucilag. etc. Ann. Chim. et Phys., T. 47 (1831), p. 5.*

9. ***Biedermann, W.***, *Ueber die Bedeutung von Kristallisationsprozessen bei der Bildung der Skelette wirbelloser Tiere, namentlich der Molluskenschalen. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 1 (1902), p. 154.*
10. — *Untersuchungen über Bau und Entstehung der Molluskenschalen. Jena. Ztschr., Bd. 36 (1901), p. 1.*
11. — *Ueber den Zustand des Kalkes im Crustaceenpanzer. Biol. Ctbl., Bd. 21 (1901), p. 343.*
12 ***Blake, J.***, *Monography British fossil Cephalopods, Vol. 1, London 1882.*
13. ***Blasius, R.***, *Ueber die Bildung, Struktur und systematische Bedeutung der Eischale der Vögel. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 17 (1867), p. 480.*
14. ***Blochmann, F.***, *Untersuchungen über den Bau der Brachiopoden, Jena 1892, G. Fischer.*
15. ***Blumrich, J.***, *Das Integument der Chitonen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 52 (1891), p. 404.*
16. ***Boutan***, *Les perles fines; leur origine réelle. Arch. Zool. expér., (4) T. 138, p. 47.*
16a. — *Product. artific. des perles chez les Haliotis. Compt. rend. Acad., Paris, T. 127 (1898), p. 828.*
17. ***Bournon, Graf E.***, *Traité compl. de la chaux carbonatée et de l'arragonite. 3 vols. London 1808. Auszug von Nöggerath in Troschels Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 15 (1849).*
18. ***Bowerbank, J. S.***, *On the structure of the shells of molluscous and conchiferous animals. Transact. of the micr. Soc., Vol. 1 (1844), p. 123.*
19. ***Brandes, R.***, *und* ***Buchholz***, *Analyse der Austernschalen. Neues Journ. d. Pharm. (hrsg. v. Tromsdorff), Bd. 1 (1817), p. 204.*
20. ***Brewster, J.***, *On new properties of light exhibited in the optical phaenomena of mother-of-perl. Philos. Transact. Roy. Soc. London, 1814, Part 2, p. 397.*
21. ***Brauns, R.***, *Ueber das Verhältnis von Conchit und Arragonit. Ctbl. f. Mineral., 1901, p. 134.*
22. ***Bunker, R.***, *Can snails mend their shells? Amer. Naturalist, Vol. 14 (1880), p. 522.*
23. ***Bütschli, O.***, *Vorläufiger Bericht über fortgesetzte Untersuchungen an Gerinnungsschäumen, Sphärokristallen und die Struktur von Cellulose und Chitinmembranen. Verhandl. nat.-med. Ver. Heidelberg, N. F. Bd. 5 (1894), p. 230.*
24. — *Untersuchungen über Strukturen, mit Atlas, Leipzig 1898.*
25. — *Untersuchungen über die Mikrostruktur des erstarrten Schwefels, Leipzig 1900.*
26. — *Beobachtungen über eigentümliche Sprungsysteme von großer geometrischer Regelmäßigkeit. Verhandl. nat.-med. Verein Heidelberg, N. F. Bd. 7 (1904), p. 653.*
27. — *Ueber die Einwirkung von konzentrierter Kalilauge und konzentrierter Lösung von K_2CO_3 auf $CaCO_3$. Ebenda, Bd. 8 (1906), p. 277.*
28. — *Ueber Gaylussit und ein zweites Doppelsalz von $CaCO_3$ und Na_2CO_3. Journ. f. prakt. Chem., Bd. 75 (1907), p. 556.*
29. — *Ueber die Natur der von Biedermann aus Krebsblut und Krebspanzer erhaltenen Kristalle. Biol. Ctbl., Bd. 27 (1907), p. 457.*
30. — *Untersuchungen über organische Kalkgebilde etc. Abhandl. d. K. Ges. d. Wiss. zu Göttingen, math.-phys. Kl., N. F. Bd. 6 (1908), p. 1.*
31. — *Referat über Biedermanns Arbeit von 1901. Zool. Ctbl., Bd. 8 (1901), p. 757.*
32. ***Carl, S.***, *Die Flußperlmuschel und ihre Perlen. Verhandl. d. Naturwiss. Vereins Karlsruhe, Bd. 22 (1910), p. 1.*
33. ***Carpenter, E.***, *On the microscopical structure of shells. Reports Brit. Assoc., 1843, p. 71; 1844, p. 1; 1847, p. 93. — Ann. Mag. nat. Hist., Vol. 12 (1843), p. 377; Vol. 16 (1845), p. 128. Bes. auch in Todds Cyclopaedia of Anat. and Physiol., Wort „Shell“.*
34. — *On the intimate structure of the shells of the Brachiopoda. Davidson, British fossil Brachiopoda, Vol. 1, Part 2.*
35. ***Chatin, A.***, *et* ***Muntz, A.***, *Analyse des coquilles des huitres. Compt. rend. Acad. Paris, T. 120 (1895), p. 531.*
36. ***Chigi, L.***, *Organi escretori e glandole tubipare delle Serpulacee, Foligno 1890.*
37. ***Clessin, J.***, *Ueber den Einfluß kalkarmen Bodens auf die Gehäuseschnecken. Korr.-Bl. d. Zool.-mineral. Ver. in Regensburg, Jahrg. 26 (1872), p. 52.*
38. — *Deutsche Exkursions-Molluskenfauna, Nürnberg 1876.*
39. ***Cornay, E.***, *Mémoire sur la cause de la coloration des œufs des oiseaux. Paris 1860.*
40. ***Cornish, V.***, *and* ***Kendall, P. F.***, *On the mineralogical constitution of calcareous organisms. Geolog. Magaz., N. S. Vol. 3 (1888), p. 66.*
40a. ***Cushay, A. R.***, *On the glands of the oviduct in the fowl. Americ. Journ. of physiol., Vol. 6 (1902), p. 18.*

41. **Diguet, Léon,** *Sur la formation de la perle fine chez Meleagrina. Compt. rend. Acad. Sc. Paris, T. 128 (1899), p. 1589.*

42. **Dippel, L.,** *Einrichtung des gewöhnlichen Arbeitsmikroskopes zur Beobachtung der Achsenbilder doppeltbrechender Körper. Ztschr. f. wiss. Mikrosk., Bd. 17 (1900), Heft 2.*

43. **Döring, Ad.,** *Bemerkungen über die Bedeutung und Untersuchung der chemischen Zusammensetzung der Pulmonatenschalen. Inaug.-Diss. Göttingen 1871.*

44. **Dubois, Raphael,** *Sur le mécanisme de la formation des perles fines dans le Mytilus edulis. Compt. rend. Acad. de Sc. Paris, T. 133 (1901), p. 603.*

45. — *Sur l'acclimatisation et la culture des Pintadines ou huitres perlières sur les côtes de la France et sur la production forcée des perles. Arch. de Zool., T. 137 (1903), p. 611.*

46. — *Application des Rayons X à la recherche des perles fines. Compt. rend., T. 138 (1904), p. 301.*

47. — *Sur les perles de nacre. Ebenda, p. 583.*

48. — *Sur le mécanisme sécrétoire producteur des perles. Ebenda, p. 710.*

49. — *La clasmatose coquillière et perlière: son rôle dans la formation de la coquille des Mollusques et des perles fines. Ebenda, T. 154 (1912), p. 667.*

50. **v. Ebner, V.,** *Die Ursache der Anisotropie organischer Substanzen. Leipzig 1882.*

50a. — *Ueber die histologischen Veränderungen des Zahnschmelzes während der Erhärtung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 67 (1905), p. 18.*

51. — *Das Strukturproblem der lebenden Substanz. Inaug.-Rede, Wien 1907.*

52. — *Die Lösungsflächen des Kalkspats und Aragonits. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., math.-nat. Kl., Abt. 2, Bd. 89 (1884/85), p. 368, Bd. 91 (1885), p. 760.*

53. **Ehrenbaum, E.,** *Untersuchung über die Struktur und Bildung der Schale der Muscheln. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 41 (1885), p. 1; auch als Inaug.-Diss. Kiel erschienen.*

54. **Engel, W.,** *Beitrag zur Kenntnis der organischen Grundsubstanz der Schalen von Reptilieneiern und Untersuchung der Brutzellendeckel von Wespen etc. Ztschr. f. Biol., Bd. 27 (1890), p. 374.*

55. **Faussek, V.,** *Ueber die Ablagerung des Pigmentes bei Mytilus. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 65 (1898), p. 112.*

56. **de Filippi, F.,** *Sull' origine delle perle. Cimento, Fasc. 4, Torino 1852; übers. von Küchenmeister in Müllers Arch., 1856.*

57. — *Encore un mot sur la formation des perles. Müllers Arch., 1856, p. 490.*

58. **Fokker, A. P.,** *Ueber das Vorkommen von gelösten Erden und H_3PO_4 im alkalischen Blute. Pflügers Arch., Bd. 7 (1873), p. 274.*

59. **Fuchs, Th.,** *Weiche Conchyliengehäuse im Alt-Ausseer See. Verhandl. d. Geol. Reichsanstalt Wien, 1879, p. 186.*

60. **v. Fürth, O.,** *Vergleichende chemische Physiologie niederer Tiere, Jena, G. Fischer, 1903.*

61. **Gadow, H.,** *Die Vögel in Bronns Klassen u. Ordnungen d. Tierreichs, 1891.*

62. **Gasser, E.,** *Eierstocksei und Eileiterei des Vogels. Marburger Sitz.-ber., 1884.*

63. **Giard, J.,** *L'origine parasitaire des perles d'après les recherches de L. Seurat. Compt. rend. Soc. Biol., T. 55 (1903), p. 1222.*

64. — *L'epithélium sécréteur des perles. Ebenda, T. 55 (1903), p. 1618.*

64a. — *Sur la production volontaire des perles fines et artificielle. Ibid. p. 1225.*

65. **Girardin, H.,** *Note sur l'influence de l'altération des eaux sur les Mollusques. Journ. Conchyl., T. 22 (1874).*

66. **Gobley, J.,** *Recherches chimiques sur la limaçon. Journ. de Pharm., (3) T. 33, (1858), p. 161.*

67. **Goldfuss, O.,** *Die Binnenmollusken Mitteldeutschlands, Leipzig 1900.*

68. **Griffiths, A. B.,** *On the blood of the Invertebrata. Proc. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. 18 and 19 (1892—93), p. 288 and p. 116.*

69. **v. Gümbel, J.,** *Ueber die Beschaffenheit der Molluskenschalen. Ztschr. d. D. Geol. Ges., Bd. 36 (1884), p. 386.*

69a. **Hague, F.,** *Ueber die natürliche und künstliche Bildung der Perlen in China. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 8 (1857), p. 439.*

70. **Harley, G.,** *and* **Harley, H. S.,** *The chemical composition of pearls. Proc. Roy. Soc. London, Vol. 43 (1888), p. 461.*

70a. **Harms, E.,** *Zur Biologie und Entwicklungsgeschichte der Flußperlenmuschel. Zool. Anz., Bd 31 (1907), p. 814.*

71. **Harting, P.,** *Recherches de morphologie synthétique sur la production artificielle de quelques formations calcaires organiques, Amsterdam 1872. (Natuurk. Verhandel. Ak.)*

72. ***Hatchett, Ch.,*** *Experiments and observations on shell and bone. Philos. Transact. Roy. Soc. London, 1799, p. 315.*
73. — *bei* ***Home, E.,*** *Observations on the shells of the sea-worm. Ebenda, 1806, p. 276.*
74. ***Henscher, J.,*** *Zur Anatomie und Histologie der Proneomenia Sluiteri. Jenaische Ztschr., Bd. 27 (1892).*
75. ***Herdmann, W. A.,*** *and* ***Hornell, James,*** *Note on pearl-formation in the Ceylon pearl oyster. Brit. Assoc., Sect. D, 1903.*
76. — *Pearl production in: Rep. Pearl-oyster Fish., Vol. 5, London 1906.*
77. — *Report to the Government of Ceylon on the pearl-oysters fisheries of the gulf of Manaar, London 1903.*
78. ***Hérissant, E.,*** *Eclaircissements sur l'organisation jusqu'ici inconnue d'une quantité considérable de productions animales, principalement des coquilles des animaux. Hist. de l'Acad. Roy. d. Sc., 1766, p. 408.*
79. ***v. Hessling, Th.,*** *Ueber die Ursachen der Perlenbildung bei Unio margaritifer. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 9 (1858), p. 543.*
80. — *Die Perlmuschel und ihre Perlen, Leipzig 1859.*
81. ***Hilger, O.,*** *Ueber die chemische Zusammensetzung der Schalen und einiger Weichteile lebender Brachiopoden. Journ. f. prakt. Chem., Bd. 102 (1867), p. 418.*
82. ***Hubrecht, A.,*** *„Proneomenia Sluiteri", with remarks upon the anatomy and histology of the Amphineura. Arch. f. Zool., Suppl.-Bd. 1 (1881).*
83. ***Irvine, R. G. S.,*** *and* ***Woodhead, J.,*** *Secretion of carbonate of lime by animals. Proc. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. 16 (1889), p. 324.*
84. — *and* ***Yung, G.,*** *On the solubility of lime under different forms in sea water. Ebenda, Vol. 15 (1889), p. 316.*
85. ***Jameson, H. Lyster,*** *On the origin of pearls. Proc. of Zool. Soc. London, Vol. 1 (1902), p. 140.*
86. — *The formation of pearls. Nature, Vol. 67 (1903).*
87. ***Jordan, H.,*** *Zum Vorkommen von Landschnecken. Biol. Ctbl., Bd. 2 (1882), p. 208.*
87a. ***Jourdan, J.,*** *Formation et maladies des perles. Compt. rend. Acad. de Sc. Paris, T. 133 (1901), p. 832.*
88. ***Joy, C. A.,*** *Analyse des Narwalzahnes und des Gehäuses von Helix pomatia. Ann. d. Chem. u. Pharm., Bd. 82 (1852), p. 365.*
89. ***Keferstein, J.,*** *Beitrag zur Anatomie des Nautilus. Nachr. d. K. Ges. d. Wiss. zu Göttingen, 1865.*
90. ***Kelly, Agnes,*** *Ueber Conchit, eine neue Modifikation des kohlensauren Kalkes. Sitz.-ber. d. K. bayr. Akad. d. Wiss. zu München, Bd. 30 (1900), p. 187.*
91. — *Beitrag zur mineralogischen Kenntnis der Kalkausscheidungen der Tiere. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 35 (1901), p. 429.*
92. — *Ueber Conchit, eine neue Modifikation des* $CaCO_3$*. Ebenda, Bd. 36 (1902).*
93. ***Kendall, P. F.,*** *On the dissolution of arragonite shells in the coralline cray. Geol. Mag., N. S. Vol. 2 (1883), p. 497.*
94. ***Kölliker, A.,*** *Ueber das ausgebreitete Vorkommen von pflanzlichen Parasiten in den Hartgebilden niederer Tiere. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 10 (1860), p. 215.*
95. ***Korschelt, E.,*** *Zum Schalenersatz bei Landschnecken. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 30 (1910), p. 281.*
96. ***Kost, H.,*** *Ueber die Struktur und chemische Zusammensetzung einiger Molluskenschalen. Inaug.-Diss. Würzburg, 1853.*
97. ***Kowalewsky, E.,*** *Embryogenie von Chiton Poli etc. Ann. d. Mus. d'histoire nat. de Marseille, T. 1 (1883).*
98. ***Küchenmeister,*** *Ueber eine der häufigsten Ursachen der Elsterperlen und das Verfahren, welches zur künstlichen Vermehrung vorgeschlagen wurde. Müllers Arch., 1856, p. 251.*
99. ***Kunckell, F.,*** *Ueber die chemische Zusammensetzung der Schalen von Crania Terebratulina und Waldheimia. Journ. f. prakt. Chem., Bd. 167 (1899), p. 101.*
100. ***Landois, H.,*** *Die Eierschalen der Vögel in histologischer und genetischer Beziehung. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 15 (1865), p. 1.*
100a. — *Sind Eiweiß und Eischale periplastische oder exoplastische Gebilde? Journ. f. Ornithol., Bd. 32 (1884).*
101. ***Leydig, F.,*** *Die Hautdecke und Schale der Gastropoden. Arch. f. Naturgesch., Bd. 42 (1876), p. 249.*
102. — *Ueber Paludina vivipara. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 5 (1850).*
103. ***Leydolt, F.,*** *Ueber die Struktur und Zusammensetzung der Kristalle des prismatischen Kalkhaloïds etc. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., math.-naturwiss. Kl., Abt. 1, Bd. 19 (1856), p. 10.*

104. **v. Linden, Gräfin Maria,** *Die Entwicklung der Skulptur und der Zeichnung bei den Gehäuseschnecken des Meeres. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 61 (1896).*
105. **List, E.,** *Die Mytiliden des Golfes von Neapel. In Fauna u. Flora d. Golfes von Neapel, Monogr. 27 (1902).*
106. **Longe, H.** et **Mer.,** *De la formation de la coquille dans le Helix. Compt. rend. Acad. Paris, T. 5 (1880), p. 90.*
107. **Meckel v. Hemsbach, H.,** *Die Bildung der für partielle Furchung bestimmten Eier der Vögel im Vergleich mit dem Grafschen Follikel und der Decidua des Menschen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 3 (1851), p. 420.*
108. — *Mikrogeologie. Ueber die Konkretionen im tierischen Organismus, Berlin 1856.*
109. **Meckel E.,** *Mikrographie einiger Drüsenapparate der niederen Tiere. Müllers Arch., 1846, p. 1.*
110. **Meigen, W.,** *Beitrag zur Kenntnis des kohlensauren Kalkes. Habil.-Schrift, Freiburg 1902.*
111. — *Beitrag zur Kenntnis des $CaCO_3$. Ber. d. Naturf. Ges. Freiburg, I. Bd. 13, p. 40; II. Bd. 15, p. 38; III. Bd. 15, p. 55 (1902).*
112. **Meisenheimer, J.,** *Die neueren Untersuchungen über die Entstehung der Perlen. Naturwiss. Wochenschr. Potonié, 1905, p. 273.*
113. — *Die Weinbergschnecke (Helix pomatia). Monographien einheimischer Tiere, herausg. von H. E. Ziegler, Leipzig, Klinkhardt, 1912.*
114. — *Biologie, Morphologie und Physiologie des Begattungsvorganges und der Eiablage von H. pomatia. Zool. Jahrb. Spengel, Abt. Systematik, Bd. 25 (1907).*
115. **Mery,** *Remarques sur la moule des estangs. Hist. de l'Acad. Roy d. Sc., 1710. Mém., p. 408.*
116. **Möbius, K.,** *Die echten Perlen. Abhandl. Geb. d. Naturwiss., herausg. vom Naturwiss. Verein Hamburg, Bd. 4 (1858), No. 1.*
117. **Müller, F.,** *Schalenbildung bei Lamellibranchiaten. Zool. Beitr. von A. Schneider, Bd. 1, Breslau 1885, p. 206.*
118. **Murray, John,** and **Irvine, Rob.,** *Coral reefs and other carbonate of lime formations in modern seas. „Nature", Vol. 42 (1890), p. 162.*
119. **Nathusius v. Königsborn, W.,** *Ueber die Hüllen, welche den Dotter des Vogeleies umgeben. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 18 (1868), p. 225.*
120. — *Nachträge dazu. Ebenda, Bd. 19 (1869), p. 322.*
121. — *Ueber die Bildung der Schale des Vogeleies. Ztschr. f. d. ges. Naturwiss., Bd. 31 (1861), p. 19.*
122. — *Ueber die Struktur der Moa-Eischalen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 20 (1870), p. 106 u. Bd. 21, p. 330.*
123. — *Abgrenzung der Ordnung der Oscines von den Clamatoren, Scansoren und Columbiden durch die Struktur der Eischalen. Ebenda, Bd. 30 (1878), Suppl., p. 69.*
124. — *Ueber Eischalendünnschliffe. Journ. f. Ornithologie, Bd. 28 (1880), p. 341.*
125. — *Die Kalkkörperchen der Eischalenüberzüge und ihre Beziehungen zu den Hartingschen Calcosphäriten. Zool. Anz., Bd. 10 (1887), p. 292 u. 311.*
126. — *Untersuchungen über nichtcelluläre Organismen, Berlin 1877.*
127. — *Ueber die Gestaltungsursachen der Haare, der Eischalen, der Molluskenschalen etc. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 6 (1886), p. 365.*
127a. — *Ueber die Struktur des Vogeleies und deren Beziehung zur Systematik. Journ. f. Ormithol., Bd. 19 (1871), p. 241.*
127b. — *Ueber die Struktur der Eischale von Opistho comus cristatus. Ibid., Bd. 29 (1881), p, 334.*
127c. — *Ueber die Bedeutung von Gewichtsbestimmungen und Messungen der Dicke bei den Schalen der Vogeleier. Ibid., Bd. 30 (1882).*
127d. — *Die Bildung der Eischale. Ibid., Bd. 31 (1883).*
128. **Necker, E.,** *Note sur la nature minéralogique des coquilles terrestres, fluviatiles et marines. Ann. d. Sc. nat., Zool., Sér. 2. T. 11 (1839), p. 52.*
129. **Nöggerath J.,** *Die Uebereinstimmung der Muschelschalen und Perlen in ihrem kristallographischen Bau und noch anderen mineralogischen Kennzeichen mit Kalkspat und Aragonit. Arch. f. Naturgesch., Bd. 15 (1) (1849), p. 209.*
130. **Osborn, J.,** *The structure and growth of the shell of the ogster. Stud. from the biol. Lab. Johns Hopkins Univ., Vol. 5 (1883), p. 2.*
131. **Pagenstecher, A.,** *Allgemeine Zoologie, Bd. 4, p. 487 ff.*
132. — *Ueber Perlenbildung. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 9 (1858), p. 496.*
133. **Paravicini, G.,** *Nota sulla rigenerazione della conchiglia di alcuni Gasteropodi, Atti Soc. Ital. Sc. nat. Milano, Vol. 38 (1899).*
134. **Pelouze, J.,** *Sur la production artificielle du carbonate du chaux crystallin et sur deux combinaisons de sel avec de l'eau. Ann. Chim. Physique, T. 48 (1831), p. 301.*

135. **Pelouze, J.**, *Sur une combinaison nouvelle d'eau et de carbonate de chaux. Compt. rend. Acad. Paris, T. 60 (1865), p. 429.*
136. **Rainey, G.**, *Precise directions for the making of artificial calculi etc. Transact. of Roy. Micr. Soc., Vol. 6 (1858), p. 41.*
137. — *On the mode of formation of shells of animals, of bone and several other structures etc., London 1859.*
138. — *Some further experiments and observations on the mode of formation and coalescence of carbonate of lime globules and development of shell tissue. Quart. Journ. Micr. Sc., N. S. Vol. 1 (1861), p. 23.*
139. **Rammelsberg, C. F.**, *Handbuch der Mineralchemie, 2. Aufl., Leipzig 1875.*
140. **Rawitz, G.**, *Der Mantelrand der Acephalen. Jenaische Ztschr., Bd. 24 (1890).*
141. **Réaumur, E.**, *De la formation et de l'accroissement des coquilles des animaux tant terrestres qu'aquatiques. Hist. de l'Acad. Roy. d. Sc., 1709, Mém. p. 364.*
142. — *Observations sur le coquillage appelé Pinne marine ou nacre de perle. Ebenda, Année 1717, Paris 1719, p. 177.*
143. — *Eclaircissement de quelques difficultés sur la formation et l'accroissement des coquilles. Ebenda, Année 1716, Paris 1718, Mém., p. 303.*
144. **Riefstahl, E.**, *Die Sepienschale und ihre Beziehungen zu den Belemniten. Palaeontographica, Bd. 32 (1886).*
145. **Römer, O.**, *Untersuchungen über den feineren Bau einiger Muschelschalen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 75 (1903), p. 437; dasselbe als Inaug.-Diss. Rostock 1903.*
146. **Rose, G.**, *Ueber die Bildungen des Kalkspats und des Aragonits. Poggend. Ann. d. Phys., Bd. 42 (1837), p. 353.*
147. — *Ueber die heteromorphen Zustände der kohlensauren Kalkerde. I. Abhandl. d. Berliner Akad., 1856, p. 1.*
148. — *II. Ueber das Vorkommen des Aragonits und des Kalkspats in der organischen Natur. Ebenda, 1858, p. 63.*
149. — *III. Ueber die Umstände unter denen der kohlensaure Kalk sich in seinem heteromorphen Zustande als Kalkspat, Aragonit und Kreide abscheidet. Ann. d. Chem. und Phys., Bd. 187 (1860), p. 156 und Bd. 188 (1861), p. 43.*
150. **Rubbel, A.**, *Ueber Perlen und Perlenbildung bei Margaritana, Marburg 1911.*
151. — *Die Entstehung der Perlen bei Margaritana. Zool. Anz., Bd. 37 (1911).*
152. **Sandberger, G.**, *Einige konchiologische Beobachtungen. Arch. f. Anat. u. Phys., 1858, p. 85.*
153. **Schlossberger, J.**, *Zur näheren Kenntnis der Muschelschalen des Byssus und der Chitinfrage. Ann. d. Chem. u. Pharm., Bd. 98 (1856), p. 99.*
154. — *Die Chemie der Gewebe, Leipzig u. Heidelberg, Bd. 1 (1856), p. 243.*
155. **Schmidt, C.**, *Zur vergl. Physiologie der wirbellosen Tiere, Braunschweig 1845.*
155a. **Schneider, Camillo**, *Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere, Jena, G. Fischer, 1902.*
156. **Schulz, F. N.**, *Kommt in der Sepia-Schulpe Cellulose vor? Ztschr. f. physiol. Chem., Bd. 29 (1900), p. 124.*
157. **de Serres, M.** et **Figuier, L.**, *Observations sur la pétrification des coquilles de la Méditerranée. Ann. d. Sc. nat., Zool., (3) T. 7 (1847), p. 21.*
158. **v. Siebold, C. Th.**, *Ueber die Perlenbildung chinesischer Süßwassermuscheln. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 8 (1857), p. 445.*
159. **Semper, R.**, *Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten. Ebenda, Bd. 8 (1857), p. 346.*
160. **Seurat, J.**, *La nacre et la perle en Océanie; Pêche, origine et mode de formation des perles. Bull. Mus. Océanograph. Monaco, No. 75, 1906.*
160a. — *Sur un Cestode parasite des huitres perlières determinant la production des perles aux iles Gambiers. Compt. rend. Acad., Paris, T. 4 (1906), p. 801.*
161. **Simroth, C.**, *Mollusken in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches.*
162. **Sorby, H. C.**, *On the structure and origin of limestone. Quart. Journ. of the Geolog. Soc. London, Vol. 35 (1879), p. 56.*
163. **Steinmann, G.**, *Ueber Schalen- und Kalksteinbildung. Ber. d. Naturforsch. Ges. Freiburg, Bd. 4 (1889), p. 288.*
164. — *Ueber die Bildungsweise des dunklen Pigmentes bei den Mollusken etc. Ebenda, Bd. 11 (1899), p. 40.*
165. **Stempell, W.**, *Zur Anatomie der Solemya togata Poli. Zool. Jahrb. v. Stengel, Abt. Anat. u. Ontog., Bd. 13 (1899), p. 89.*
166. — *Ueber die Bildungsweise und das Wachstum der Muschel- und Schneckenschalen. Biol. Cbl., 1900, p. 595 ff.*
166a. **Surface, M.**, *The nature of the stimulus which causes a shell to be formed on a birds egg. Ann. Rep. of the Maine Agric. Exper. station 1909.*
167. **Techow, G.**, *Zur Kenntnis der Schalenregeneration bei den Gastropoden. Arch. f. Ent.-Mech., Bd. 31 (1910), p. 278.*

168. **Tenison-Woods, J.**, *On the anatomy and life history of Mollusca. Proc. of Roy. Soc. of N. S. Wales, Vol. 5 (1889), p. 22.*
169. **Thiele, Joh.**, *Beiträge zur Kenntnis der Mollusken. II. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 55 (1893), p. 220.*
170. — *Beiträge zur Kenntnis der Mollusken. III. Ueber Hautdrüsen etc. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 59 (1897), p. 62.*
170a. **Tschermak, A. v.**, *Ueber Veränderungen der Form, Farbe und Zeichnung von Kanarieneiern durch Bastardierung. Pflügers Arch., Bd. 148 (1912), p. 367.*
171. **Tullberg, T.**, *Studien über den feineren Bau und das Wachstum des Hummerpanzers und der Molluskenschalen. Kongl. Svensk. Vetensk. Akad. Handl., N. F. Bd. 19 (1882).*
171a. **Turpin, E.**, *Analyse micr. de l'oeuf du limaçon des jardins. Ann. Sc. nat., Vol. 25 (1832).*
172. **Vater, H.**, *Ueber den Einfluß der Lösungsgenossen auf die Kristallisation des $CaCO_3$. Ztsch. f. Kristallogr., Bd. 21 (1893), p. 433.*
173. — *Kristallisation des $CaCO_3$ aus sogenannten verdünnten Lösungen. Ebenda, Bd. 22 (1894), p. 209.*
174. — *Die Beeinflussung der Homogeneität und der Wachstumsgeschwindigkeit der Kalkspatkristalle durch dilut. färbbare Substanz. Ebenda, Bd. 24 (1895), p. 366.*
175. — *Die scheibenförmige Krystalliten des $CaCO_3$. Ebenda, Bd. 27 (1896), p. 477.*
176. — *Ueber Ktypeït und Conchit. Ebenda, Bd. 35 (1901), p. 149.*
177. — *Ueber Ktypeït und Conchit. Ebenda, Bd. 36 (1901), p. 149.*
178. **Valentin**, *Untersuchung der Pflanzen- und Tiergewebe im polarisierten Licht, 1861.*
179. **Vetter, F. A.**, *Beiträge zur Kenntnis der Abscheidungen des $CaCO_3$ aus Bikarbonatlösungen. Inaug.-Diss. Jena, 1910.*
180. **de Villepoix, Moynier**, *Note sur le mode de production des formations calcaires du test des Mollusques. Compt. rend. Soc. Biol. Paris, 1892.*
181. — *Recherches sur la formation et l'accroissement de la coquille des Mollusques. Journ. de l'Anat. et de la Physiol., T. 28 (1892), p. 610.*
182. — *Sur la refection du test chez l'Anodonte. Compt. rend. Acad. d. Sc. Paris, T. 111 (1890), p. 203.*
183. — *Sur la reparation de la coquille chez Helix aspersa. Bull. de la Soc. zool. de France, Paris 1892.*
184. — *Sur l'accroissement de la coquille chez Helix aspersa. Compt. rend. Acad. d. Sc. Paris, 1891, Nov. 7, Teil 2.*
185. **Voit, C.**, *Anhaltspunkte für die Physiologie der Perlmuschel. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 10 (1860), p. 470.*
186. **Wedl, C.**, *Ueber die Bedeutung der in den Schalen von manchen Acephalen und Gastropoden vorkommende Kanäle. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., Bd. 33 (1859), p. 451.*
187. **Wetzel, G.**, *Ueber die Spaltungsprodukte des Conchiolins. Ctbl. f. Physiol., Bd. 13 (1899), p. 113.*
188. — *Die organischen Substanzen der Schalen von Mytilus und Pinna. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 29 (1899), p. 386.*
189. **Wicke, B.**, *Chemisch-physiologische Notizen. Ann. d. Chem. u. Pharm., Bd. 125 (1863), p. 78.*
190. — *Analyse des Gehäusedeckels von Helix. Ebenda, Bd. 87 (1853), p. 224.*
191. **Woodland, W.**, *Studies in spicule formation. VI. The scleroblastic development of the spicules in some mollusca. Quart. Journ. of micr. Sc., N. S. Vol. 51 (1907), p. 45.*

VII. Die Cuticularskelette der Würmer und Arthropoden.

A. Allgemein Morphologisches.

Indem wir uns nun der Betrachtung der in der Hauptsache aus Chitin bestehenden Exoskelette der Arthropoden zuwenden, welche unstreitig die höchste Entwicklungsform cuticularer Skelettbildungen darstellen und nicht nur dem Schutze, sondern, ähnlich wie die Innenskelette der Wirbeltiere, auch der Bewegung dienen, fällt sofort auf, daß diese Skelettbildungen nicht in Form eines gleichmäßig starren und unnachgiebigen Panzers entwickelt sind, sondern, der außer-

ordentlichen Beweglichkeit der meisten Arthropoden entsprechend, reich gegliedert, d. h. in eine Anzahl hintereinander gelegener gleichartiger Abschnitte (Segmente) geteilt erscheinen, die ringförmig den Körper umfassen und gewissermaßen das Prinzip der Wirbelbildung bei einem äußeren Skelette wiederholen (Leuckart, 66a). Diese Segmente sind nun aber nicht vollständig voneinander getrennt, sondern vielmehr durch zartere Verbindungshäute unter sich in kontinuierlich beweglichem Zusammenhang. Die Bildung der Segmente geht so vor sich, daß die Abscheidung von Chitin sich nicht gleichförmig über die ganze Körperoberfläche erstreckt, sondern in den einzelnen hintereinanderliegenden ringförmigen Abschnitten am stärksten ist, so daß die Zwischenhaut zarter, weich und biegsam bleiben konnte. Zur Veranschaulichung der Beziehungen der einzelnen Abschnitte des Exoskelettes der Arthropoden zueinander, sowie der Art der Verbindung und Bewegung der Segmente des Rumpfes durch die an der Innenseite des Skelettes sich ansetzenden Muskeln, die stets intersegmental oder zwischen den aufeinanderfolgenden Gliedern ausgespannt sind, mögen beistehende der vergl. Anatomie von Lang entlehnte Schemata dienen (Fig. 191). Man sieht, wie jedes Segment des Körperstammes (und das Gleiche gilt von jedem Glied der Extremitäten) ein Chitinrohr darstellt, welches ersterenfalls mit dem nächstfolgenden an je zwei quer gegenüberliegenden Stellen charnier- oder angelartig verbunden ist (vergl. Lang, l. c. p. 340—343). Auf solche Weise ist nun eine Verschiebung der einzelnen Segmente möglich, wenn die Muskeln, die in großer Menge und in mannigfaltiger Anordnung auf der Innenseite von einem Ringe zum anderen ziehen, sich in diesem oder jenem Sinne kontrahieren. Indem die Zwischenhaut nachgibt, können die Segmente sich nähern oder entfernen, bald im ganzen Umfang, bald

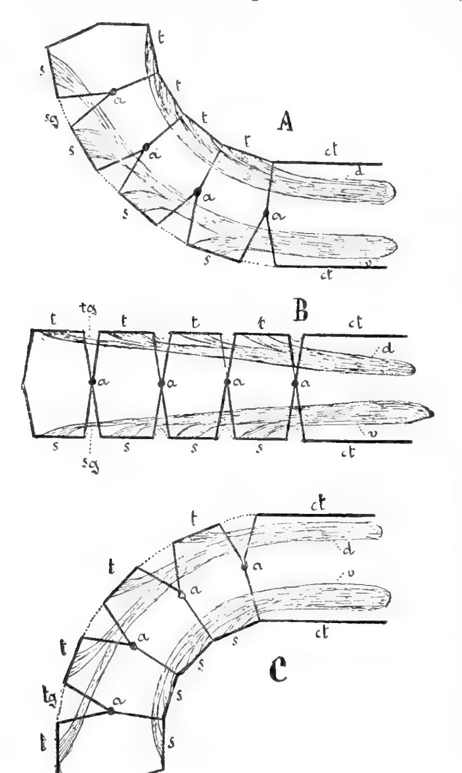


Fig. 191. Schemata zur Demonstration des Bewegungsmechanismus des segmentierten Körperstammes bei Arthropoden. Ein größeres Segment (*ct*) und vier kleinere. Das Exoskelett ist durch schwarze Linie, die Gelenkhäute durch punktierte Linien angedeutet. Die Angelpunkte zwischen zwei aufeinander folgenden Segmenten finden sich bei *a*, *t* tergales Skelett (dorsal), *s* sternales (ventrales) Skelett, *d* dorsale Längsmuskeln (Strecker und Aufwärtsbeuger). *v* ventrale Längsmuskeln (Abwärtsbeuger). In *B* ist die Gliederreihe gestreckt, in *A* durch die Kontraktion der Muskeln (*d*) aufwärts gekrümmt, in *C* abwärts, *tg*, tergale *sg* sternale Gelenkhäute. (Nach Lang.)

nur an der einen oder anderen Stelle, an den Seiten, am Rücken oder am Bauche. Wenn nun solche Bewegungen an einer größeren Menge ven Segmenten gleichzeitig und in zweckmäßiger Kombination auftreten, so wird schon dadurch eine Lokomotion vermittelt werden können. Die Arthropoden besitzen indessen sehr allgemein noch andere lokomotorische Apparate, die als äußere Anhänge an den Segmenten erscheinen, bald an der Bauchfläche, bald auch am Rücken. Die ersteren sind am weitesten verbreitet, sie finden sich mit wenigen Ausnahmen bei allen Arthropoden und stellen die Beine dar, die je nach ihrer Entwicklung zu den verschiedensten Bewegungsweisen, zum Laufen, Schwimmen, Graben, Springen, Klettern etc. befähigen. Die anderen sind die Flügel, zur Bewegung in der Luft bestimmt, wie die Flügel der Vögel oder Fledermäuse. Sie kommen nur bei Insekten vor und stellen in vieler Beziehung die merkwürdigsten Cuticularbildungen dar, die es gibt, zumal sie im ganz entwickelten Zustande kaum noch lebendige Substanz enthalten und in toto als geformte Sekrete bezeichnet werden können.

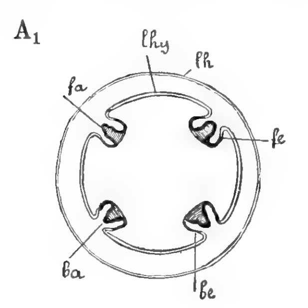
Die Beine der Arthropoden erscheinen als zylindrische verhältnismäßig dünne und lange Anhänge, die in ihrem Inneren die Muskeln und chitinisierten Sehnen tragen und überall wieder eine Gliederung in mehrere übereinanderliegende, hebelförmige Abschnitte zeigen. Die Gelenke, welche diese den Knochen der Wirbeltiere entsprechenden Abschnitte miteinander beweglich verbinden, sind, wie die Verbindung der einzelnen Rumpfsegmente, nichts anderes als minder stark chitinisierte Stellen der Extremitätenzylinder, die aber eine solche passende Einrichtung haben, daß sie je nach den Bedürfnissen nur eine bestimmte, freiere oder beschränktere Bewegung zulassen. Gewöhnlich ist das vorhergehende Glied zur Aufnahme des Grundteiles des folgenden am Ende trichterartig vertieft oder ausgehöhlt. Dementsprechend ist das letztere (eingelenkte) Glied am betreffenden Ende knopfförmig verdickt und in die Höhlung des vorhergehenden eingepaßt, so daß eine Art von Kugelgelenk entsteht. Die meisten Gelenke sind einfache Ginglymoidalgelenke, durch welche nur Streckung und Beugung möglich wird; doch finden sich daneben auch andere zur Vermittelung einer rotatorischen Bewegung. Man darf voraussetzen, daß, wie bei den Knochen der Wirbeltiere sich gerade an den Gelenkenden in besonders deutlicher Weise funktionelle Strukturen entwickeln, Aehnliches auch bei den Arthropoden der Fall sein wird. Meines Wissens liegen aber Untersuchungen hierüber bisher nicht vor; solche würden ein um so größeres Interesse bieten, als es sich ja in diesem Falle nicht um Gewebsstrukturen, sondern um solche einer zellenfreien cuticularen Abscheidung handelt.

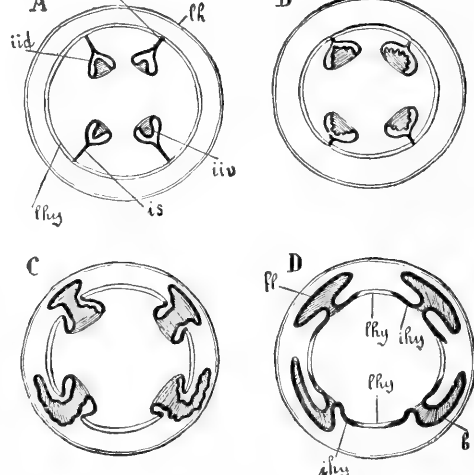
Die Flügel der Insekten stellen ihrer Entwicklung nach dünne lamellöse Duplikaturen des Integumentes dar. Die beiden Lamellen liegen einander sehr dicht an und werden von Verdickungen, den sogenannten Adern, durchzogen; in diesen verlaufen vielfach Nerven und Tracheen, auch Blut kann in sie eindringen. Mit Rücksicht auf später mitzuteilende Tatsachen soll gleich hier das Wichtigste über ihre Entwicklung zur Sprache kommen. BOERHAAVE erzählt in sehr ergötzlicher Weise von der Entdeckung SWAMMERDAMS, daß schon in Schmetterlingsraupen die Flügelanlagen nachweisbar sind (G. SWAMMERDAMS Leben von H. BOERHAAVE, Bibel der Natur, Leipzig 1752, p. V):

„Im Jahre 1668 trug sichs zu, daß der Großherzog von Toscana nach Holland kam, um es zu besehen. Bei seinem Aufenthalt in Amsterdam brachte ihn der THEVENOT zu SWAMMERDAMEN ins Haus und er besah daselbst die Kunstkammer beider, des Vaters und des Sohnes, mit aller Aufmerksamkeit und mit Augen, die die Vorwürfe nach Würden anzuschauen wußten. SWAMMERDAM zergliederte in

Gegenwart besagtes Fürsten, des artigsten Kenners solcher Sachen, einige Tiergen, und zwar so, daß der kundigste Beurteiler und größte Liebhaber natürlicher Dinge über das, was er sahe, erstaunte. Ueber nichts mehr verwunderte sich S. K. Hoheit, als da Swammerdam im Beisein der Herren Magalotti und Thevenot wies, wie ein Zwiefalter (Schmetterling) mit seinen zusammengerollten und verwickelten Teilen in einer Raupe steckt und mit unglaublicher Geschicklichkeit und mit unbegreiflich feinen Werkzeugen ihm seine Hülle abnahm, den versteckten Zwiefalter aus seiner Schluft hervorholte und dessen verwickelte Teilchen auf das deutlichste und augenscheinlichste auseinandersetzte, so daß das Verborgene offenbar ward. Das rührte den Fürsten so, daß er ihm insbesondere für seine eigene Kunstkammer 12000 Gulden, doch mit dem Bedingen anbot, daß er sie selbst nach Florenz bringen, an seinem Hofe bleiben und derselben wahrnehmen sollte". Swammerdam bediente sich zu diesem höchst anziehenden Experiment eines sehr einfachen Kunstgriffes. „Man nehme, so sagt er (p. 242), eine erwachsene Raupe, man binde sie an einen dünnen Faden an und lasse sie damit einigemale in siedend heißes Wasser fallen, ziehe sie aber jedesmal hurtig wieder heraus. Die äußere Haut der Raupe wird alsdann von der inneren, die den Zwiefalter umgibt, losgehen. Auf diese Weise kann man das äußere abgetrennte Fell der Raupe von dem Zwiefalter, der darinnen steckt, abziehen". Auf der Taf. 37 Fig. 2—4 bildet er die auf diese Weise präparierten Falter von *Pierts brassicae* und auf Taf. 35 Fig. 2 von *Vanessa urticae* ab. Gleichzeitig machte auch Malpighi in seiner Abhandlung del bombyce ähnliche Mitteilungen. Jedenfalls ergibt sich schon aus diesen ersten Beobachtungen, daß die Flügel bei den holometabolen Insekten schon in der Larve (bei Schmetterlingen schon vor der 1. Häutung) angelegt und in der Puppe nur weiterentwickelt werden. Bei der Kohlraupe erreichen (nach Landois, 59) die Flügelkeime schon zwischen der 3. und 4. Häutung einen Durchmesser von 1 mm (Länge der Raupe 10 mm) und sind daher bei der Präparation mit freiem Auge leicht zu finden.

Sie entwickeln sich, wie auch die Beine, stets aus Einstülpungen der Hypodermis (chitinogene Zellschicht) als sogenannte „Imaginalscheiben" (Fig. 192),





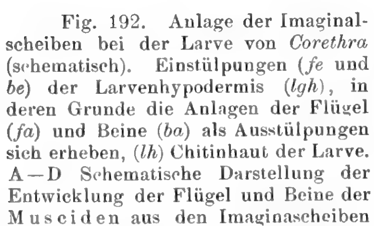


Fig. 192. Anlage der Imaginalscheiben bei der Larve von *Corethra* (schematisch). Einstülpungen (*fe* und *be*) der Larvenhypodermis (*lgh*), in deren Grunde die Anlagen der Flügel (*fa*) und Beine (*ba*) als Ausstülpungen sich erheben, (*lh*) Chitinhaut der Larve. A—D Schematische Darstellung der Entwicklung der Flügel und Beine der Musciden aus den Imaginascheiben der Larve während der Verwandlung (in idealen Querschnitten), *lh* Chitinhaut der Larve, von der sich die darunter liegende Hypodermis der Larve (*lhg*) zurückgezogen hat, *iid* Imaginalscheiben der Flügel, *iiv* der Brustbeine, *is* ihre Verbindungsstränge mit der Hypodermis, *fl* Flügelanlagen, *b* Beinanlagen, *ihy* imaginale Hypodermis, sich bei *D* von den Imaginalscheiben aus ausbreitend. (Nach Lang.)

in deren Grunde sich Auswüchse (Ausstülpungen) erheben, die immer länger werden, während die Einstülpungen, in denen sie liegen, sich vertiefen. Die Flügelanlagen liegen also zunächst im Innern des Körpers geborgen, bis sie zur Ausstülpung und Entfaltung gelangen, was hauptsächlich kurz vor der Verpuppung geschieht. Dann schwellen die hohlen Flügelkeime unter der Larven(Raupen-)haut in kurzer Zeit (1—3 Tage) bedeutend an, hauptsächlich durch Eintreten von Blut in die hohlen Flügelsäckchen. Schließlich zerreißt die Raupenhaut in der Längsrichtung am Rücken und die Puppe tritt hervor. Die imaginalen Flügel, sowie die Beine, Flügel, Zunge etc. kleben in diesem Augenblicke noch nicht aneinander, und lassen sich, wenn man die frische Puppe in Wasser bringt, leicht auseinanderlegen (LANDOIS l. c. Taf. 23 Fig. 9). Ueberläßt man dagegen die Puppe ihren natürlichen Verhältnissen, so kleben die Körperanhänge bald so fest aneinander, daß man sie ohne Gewalt nicht mehr trennen kann.

Die Cuticularskelette der Arthropoden nehmen aber unsere Aufmerksamkeit nicht nur wegen ihrer Beziehungen zum Muskelapparat und zu den Bewegungen der betreffenden Tiere in Anspruch, sondern in kaum minderem Grade durch die unerschöpfliche Mannigfaltigkeit in Form und Farbe. Gerade darin charakterisieren sie sich so recht als „Außenskelette“, welche im Wechselverkehr mit der Umgebung im weitesten Sinne des Wortes Eigenschaften entwickelt haben, die naturgemäß allen inneren Skelettbildungen fehlen und deren außerordentliche Bedeutung für das Leben dieser Tiere hauptsächlich erst durch DARWINS Lehren klargestellt wurde. Von geradezu erstaunlicher Mannigfaltigkeit ist die Beschaffenheit der Oberfläche solcher Skelette. Man denke nur an den dichten Haarpelz der Hummeln, an die komplizierten Reliefskulpturen der Flügel vieler Käfer, an die oft mit den wunderbarsten Farben geschmückten schuppenbekleideten Schmetterlingsflügel. Oder man erinnere sich jener merkwürdigen Reliefbildungen, die an den Beinen und Flügeln vieler Orthopteren als akustische, tönende Instrumente entwickelt sind. Wenn schon die Fülle der sozusagen normalen Formgestaltungen der Chitinbildungen, namentlich bei den Insekten, überraschend groß ist, so kommen dazu schließlich noch jene wunderbaren, zuweilen ins Absonderliche gesteigerten Fortsätze und Auswüchse, welche sich bei vielen Insekten am Exoskelett finden und deren Bedeutung zu enträtseln eine der schwierigsten Aufgaben der biologischen Forschung bildet.

In sehr vereinfachter Form findet sich ein früher gewöhnlich auch als „chitinig“ bezeichnetes, die Beweglichkeit der Tiere förderndes cuticulares Exoskelett bei den Würmern.

Bei den Nematoden (z. B. Ascariden) ist der Körper stets von einer derben geringelten Cuticula überzogen, die oft eine sehr bedeutende Mächtigkeit und dementsprechend auch eine ziemliche Festigkeit erreicht. Um eine wirkliche Gliederung (Segmentierung) des Körpers handelt es sich aber in diesen Fällen noch nicht und da die meisten Formen parasitisch im Inneren anderer Tiere leben, so entspricht die geringere Beweglichkeit durchaus dem geringen Schutz- und Nahrungsbedürfnis. Von den Annulaten (Glieder- oder Ringelwürmer) erscheint der Körper der Hirudineen (Egel) entsprechend der vorwiegenden Schwimmbewegungen meist dorso-ventral abgeplattet und durch oberflächliche Ringfurchen in zahlreiche hintereinandergelegene Ringel geteilt, die aber der Zahl nach nicht den inneren Segmenten entsprechen. Im größten Teil des Körpers kommen 3—5 Ringel der Haut (Cuticula) auf ein inneres Segment. Erst bei den Chätopoden

(Borstenwürmer) kommt es zu einer wirklichen Segmentierung des Exoskelettes und damit auch zugleich zur Entwicklung besonderer Anhänge, die rechts und links am Rücken und Bauch sich in derselben Weise vorfinden und durch ihre Aktionen den Effekt der übrigen lokomotorischen Tätigkeit verstärken. In besonderen, segmental angeordneten Drüsensäckchen (Chitindrüsen) der Haut (Borstendrüsen) (vergl. Fig. 149a) entstehen frei über die Cuticula hervorragende Chitinborsten, die entweder bloße Borstenbüschel bilden oder auch einzeln aus der Haut hervorragen und durch eigene Muskeln hin und her bewegt werden können, oft aber (Polychäten) auch auf besonderen äußeren Erhöhungen (Fußstummeln, Parapodien) oder Ruderplatten aufsitzen. In interessanter Weise kombiniert sich bei einigen Chätopoden (Röhrenwürmer, *Polychaeta sedentaria* = Capitibranchiata) das cuticulare Hautskelett mit einem typischen „Sekretskelett“ in Form verschieden gestalteter Röhren von teils häutiger oder lederartiger, teils kalkiger Beschaffenheit, Gehäusen, die der Gliederung entbehren, sonst aber im allgemeinen die Gestalt des Körpers wiederholen. Es existiert keinerlei anatomischer Zusammenhang zwischen den Röhren und dem eingeschlossenen Tier; sie sind bloße Produkte des Tieres, die im Anfang fehlen und erst später aus Sekreten von besonderen Drüsen und oft mit Hilfe äußerer Fremdkörper (Sand, Muschelschalen etc.) aufgebaut werden. Die Ortsbewegung wird durch solche Gebilde natürlich nicht nur nicht gefördert, sondern vielmehr gehemmt. Die Schwere und Starrheit der Röhren zwingen die Bewohner. an derselben Stelle zu verharren, wenn sie ihre Gehäuse nicht verlassen wollen. Gewöhnlich sind die Röhren überdies auf einer Unterlage befestigt und nicht einmal transportabel. Wie es scheint, ist indessen gerade die hierdurch bedingte Fixation an derselben Stelle neben dem Schutze der Zweck solcher Einrichtung. Die Röhrenwürmer leben an Orten und unter Verhältnissen, wo sie sonst durch die Strömungen des Wassers, durch den Wellenschlag usw. gestört und behindert sein würden (Leuckart und Bergmann l. c.).

„Bei den in Röhren lebenden Würmern beschränkt sich die Lokomotion auf ein Auf- und Niedersteigen in dem Gehäuse, das in ähnlicher Weise wie bei den fußlosen kriechenden Insektenlarven, durch ein abwechselndes Stützen- und Vorwärtsschieben der einzelnen Körpersegmente vermittelt wird. Zu diesem Ende sind denn auch die Borsten von einer besonderen Form, nicht haar- oder pfriemenförmig, wie gewöhnlich, sondern kurz und scheibenförmig, platt und am hervorragenden Rande mit einer wechselnden Zahl gekrümmter Zähne versehen, die das Festhalten beim Aufstützen der Segmente sehr erleichtern. In ähnlicher Weise kriechen auch manche andere Würmer im Schlamm oder in der Erde, wie z. B. unser Regenwurm, dessen Körper noch dadurch ganz besonders hierzu eingerichtet ist, daß er an der Bauchfläche, namentlich vorn, eine starke Abplattung darbietet, deren seitliche Ränder die sonst weiter nach dem Rücken zu stehenden dorsalen Borsten tragen. Die Borsten selbst sind kurz und dick, stummelförmig und nach Art eines S gebogen“ (Leuckart, 66a).

Zu den in „Sekretröhren“ von anscheinend nicht cuticularem Charakter lebenden Würmern gehören auch die Arten der Gattung *Phoronis*. Nach Cori (19a) soll „wahrscheinlich“ ein Sekret an dem vorderen Körperabschnitt ausgeschieden werden, welches zu einer durchsichtigen Hülle erstarrt. „Diese liegt dem Tierkörper so dicht an, daß ihm noch ein genügender Spielraum zum Bewegen in derselben übrig bleibt. Außen ist die Röhre von Sandkörnchen und verschiedenen anderen kleinen Gegenständen umgeben .... Auf dem Querschnitt erscheint die Röhre fein konzentrisch gestreift ... Das Sekret, welches zu einem vollkommen durchsichtigen Schlauch erstarrt, zeigt eine ziemlich große Festigkeit und eine nicht geringe Widerstandsfähigkeit gegen die Einwirkung des Meerwassers“. Lang bezeichnet es als „chitinig“ (? B.).

Nicht unerwähnt dürfen endlich auch die Bryozoen bleiben, welche ähn-

lich wie viele Hydroïdpolypen durch cuticulare Abscheidung organischer chitinähnlicher Substanz seitens der Zellen des Ektoderms sehr verschieden gestaltete Tierstöcke bilden, Kolonien, von oft vielen Hunderten von Einzeltieren, die als gallertige oder hornartige, oft verkalkte Krusten Felsen, Wasserpflanzen, Tiere, Pfähle etc. überziehen oder von ihnen sich als kleine Büsche oder Bäumchen erheben. Das äußere „chitinige", oft verkalkte Cuticularskelett, die „Ektocyste", wird, da der übrige Körper entweder darin eingeschlossen ist oder dahinein zurückgezogen werden kann, gewöhnlich als „Zelle" bezeichnet.

B. Verbreitung und chemische Zusammensetzung des Chitins.

Als skelettbildende Substanz hat das Chitin bei sehr vielen wirbellosen Tieren (Arthropoden) eine ähnlich wichtige und umfassende Bedeutung, wie die Cellulose im Pflanzenreich; doch ist sein Vorkommen keineswegs auf die genannte Tierklasse beschränkt, sondern ein ziemlich weit verbreitetes, bildet es doch sogar, wie schon früher erwähnt wurde, einen Bestandteil der Zellmembranen gewisser Pflanzen (Pilze).

Der Name „Chitin" wurde im Jahre 1823 von Odier (82) der außerordentlich widerstandsfähigen Substanz der Hautskelette von Insekten und Crustaceen zugeteilt. In der Folge hat man dann aber mit Vorliebe denselben Namen für die verschiedensten organischen Skelettbildungen wirbelloser Tiere gewählt und eigentlich alles als „chitinig" bezeichnet, was sich gegen Kalilauge als widerstandsfähig erwies. Eine genauere Begrenzung des Begriffes „Chitin" war natürlich so lange nicht möglich, als man von der chemischen Natur dieser Skelettsubstanz keine genauere Kenntnis hatte.

Mit Rücksicht auf die zusammenfassende Darstellung der Chemie des Chitins, welche v. Fürth vor nicht langer Zeit gegeben hat (29 a), werde ich mich auf einige Bemerkungen beschränken dürfen.

Das Chitin zeichnet sich, wie die Cellulose, durch eine außerordentliche Widerstandsfähigkeit gegen Lösungsmittel aus. Nur durch konzentrierte kalte H_2SO_4 oder HCl ist es ziemlich leicht in Lösung zu bringen, und zwar zunächst unverändert. Beim Kochen mit konzentrierter HCl tritt aber rasch Zersetzung ein, wobei ein amidierter Zucker (Glykosamin) neben Essigsäure auftritt (Ledderhose, 63—65). Den aus dem Glykosamin zu erhaltenden, rechtsdrehenden, reduzierenden, aber nicht gärfähigen Zucker bezeichneten E. Fischer und Tiemann (27) als Chitose. Erhitzt man Chitin mit Aetzkalk im Oelbad auf 180° C, so erhält man unter reichlicher Entwicklung von Ammoniak eine gelatinöse Substanz, das Chitosan, welches mit Jod und verdünnter H_2SO_4 eine violette Färbung gibt und wie das Chitin beim Erhitzen mit konzentrierter HCl Glykosamin und Essigsäure liefert. Der Zusammenhang zwischen Chitosan und Chitin, die Konstitution des letzteren und die Natur der chemischen Vorgänge, welche den Uebergang des Chitins in Chitosan bewirken, sind in neuerer Zeit namentlich durch eine Reihe von Arbeiten aufgeklärt worden, die aus v. Fürths Laboratorium hervorgingen (E. Leuk, 66 b, H. Brach, 12). Es ergab sich, „daß die Gesamtmenge des im Chitin vorhandenen N bei geeigneter Hydrolyse in Form von Glukosamin nachweisbar ist, und das daneben keine anderen reduzierenden Kohlehydrate auftreten". Die Essigsäure erscheint in säureamidartiger Form an N gebunden, und zwar an je einem N eine Essigsäure. Wie Leuk (l. c.), der bei Analyse des kristallinischen Chitosansulfates feststellte, daß im Chitosan mindestens vier Glukosamine

verkettet sein müssen, fand auch Brach, „daß aus Monoacetylglukosaminen bestehende Viererkomplexe die kleinsten Bausteine des Chitins bilden". Der Abbau des Chitins zu Glukosamin und Essigsäure ließe sich demgemäß durch folgende Gleichung darstellen:

$$\underset{\text{(Chitin)}}{(C_{32}H_{54}N_4O_{21})x} + 7(H_2O)x = \underset{\text{(Glukosamin)}}{4(C_6H_{13}NO_5)x} + \underset{\text{(Essigsäure).}}{4(CH_3\cdot COOH)x}$$

Der Uebergang des Chitins in Chitosan bei der Kalischmelze erfolgt unter Absprengung der Hälfte der im Chitin vorhandenen Essigsäuregruppen nach der Gleichung:

$$(C_{32}H_{54}N_4O_{21})x + 2(H_2O)x = \underset{\text{(Chitosan).}}{(C_{28}H_{30}N_4O_{19})x} + 2(CH_3\cdot COOH)x$$

Sehr bemerkenswert ist das Verhalten des Chitins bzw. des Chitosans gegen Jod. Schon 1843 beschrieb Payen (89), daß sich Chitin mit Jod orangegelb färbe, und daß auf Zusatz von H_2SO_4 diese Färbung nur intensiver wird, ohne, wie bei Cellulose, einen Umschlag in Blau oder Violett zu erleiden. Auch Städeler (115) erwähnt 1859, daß sich das Chitin mit Jod braunrot färbe. Bütschli (9) fällte aus einer Lösung von Chitin in H_2SO_4 oder HCl mit Wasser einen weißen, gallertigen Körper, der sich mit Jod nicht färbte. Durch Fällen mit Alkohol erhielt er aus derselben Lösung zwei Körper, von denen der eine in Wasser löslich war, der andere nicht; der letztere färbte sich mit Jodjodkalium und H_2SO_4 tief purpurrot. Ambronn (1) glaubte aus Violettfärbungen, die er bei Behandlung von Crustaceenpanzern und Sepiaschulpen mit Jod und H_2SO_4, sowie mit Chlorzinkjodlösung erhielt, schließen zu dürfen, daß in ihnen neben dem Chitin noch eine celluloseartige Substanz vorhanden sei. Auch konnte er aus Sepiaschulpen, die gewaschen und mit verdünnter HCl entkalkt waren, mittels Kupferoxydammoniak einen Körper in Lösung erhalten, der bei der Neutralisation mit HCl als weißer Niederschlag ausfiel. Damit schien ihm der Beweis erbracht, daß es sich hier tatsächlich um Cellulose handelt. F. N. Schulz (109) wies jedoch nach, daß bei Behandlung der „ossa sepiae" mit verdünnter HCl neben dem Chitin ein Eiweißkörper zurückbleibt, der sich im Kupferoxydammoniak unter Bildung einer Eiweißkupferverbindung löst und durch HCl hieraus wieder ausgefällt werden kann; daß diese Fällung keine Cellulose sein kann, zeigt sich schon in ihrer außerordentlich leichten Löslichkeit in verdünnter Kalilauge. Auf Grund des Verhaltens zu Jod glaubte Krawkow (55) eine ganze Anzahl verschiedener Chitine unterscheiden zu müssen. „So wird z. B. das Chitin der Spinnen durch Jod gelb gefärbt; Zusatz von H_2SO_4 ruft keinen Umschlag in Violett hervor. Das Chitin von *Aphrodite aculeata* wieder gibt mit Jod direkt eine intensiv violette, mit H_2SO_4 eine rote Färbung. Auch bei demselben Individuum fand er Unterschiede; die äußeren Tegumente von Krebsen und Insekten verhalten sich angeblich gegen Jod anders als das Chitin der inneren Organe usw." (zit. nach v. Fürth). Auch soll nach demselben Autor das Chitin nie rein im Integument vorkommen, sondern (wie es ja auch von der Cellulosehaut der Pflanzen behauptet wurde) stets in loser Verbindung mit einem wahrscheinlich eiweißartigen Körper. Nun fand aber Zander (142), daß das Chitin bei fast allen Tieren in zwei Schichten gesondert ist; im allgemeinen geben nur die inneren Schichten der Chitingebilde Violettfärbung mit Chlorzinkjod, während die äußeren Partien sich nur braun färben. „Da die relative Dicke beider Schichten sehr verschieden ist, so leuchtet, wie Zander bemerkt, ein, daß bei der mikrochemischen Untersuchung beide Färbungen einander je nach ihrer Intensität mehr oder weniger verdecken werden. In diesem Falle erhält man eine Mischfarbe von Rot bis Violettbraun .... Reichard (56) bezieht das verschiedene Verhalten jüngerer und älterer Chitinschichten hauptsächlich auf die „lockere" Beschaffenheit (den größeren Wassergehalt) der ersteren. Er machte die Erfahrung, „daß bei lockerem Chitin, wie z. B. bei *Cymbulia*, deren Schale nur sehr wenig feste Substanz enthält, immer

Violettfärbung eintritt, während je kompakter das Chitin wird, die Farbe immer mehr in Braun umschlägt". Getrocknete *Cymbulia*-Schalen zeigten mit Jodjodkalium eine gelbbraune Farbe, mit Chlorzinkjod Rotbraunfärbung, während solche, die in Wasser aufgequollen waren, eine rotviolette Färbung annahmen.

Nach WESTER (136), dem wir eine neue, sehr umfassende Untersuchung über die Verbreitung des Chitins verdanken, würden diese verschiedenen Angaben zum großen Teil darauf beruhen, daß bei der Vorbehandlung („Reinigung") der zu untersuchenden Objekte mit heißer Kalilauge eine teilweise Umwandlung in Chitosan eingetreten war. Reines Chitin wird, im Gegensatz zur Cellulose, weder von H_2SO_4 + J noch von Chlorzinkjod blau oder violett gefärbt. Dagegen liefert, wie schon erwähnt, das Chitosan mit Jod und verdünnter (1-proz.) H_2SO_4 eine prachtvolle Violettfärbung und es läßt sich diese Reaktion daher mit Vorteil auch zum mikrochemischen Nachweis von Chitin verwenden. (Bezüglich der Ausführung vergl. WESTER l. c. p. 536 f.)

Nach dieser Methode gelangte WESTER zu folgenden Resultaten bezüglich der Verbreitung des Chitins.

„Bei allen Arthropoden erwies sich das Hautskelett mit sämtlichen Anhängen, nebst den Respirationsorganen, stets chitinhaltig. Bei den Insekten war der Darmkanal in einigen Fällen (*Periplaneta*, *Melolontha*) ganz mit einer Chitinintima ausgekleidet, desgleichen beim Krebs (*Astacus*). In einigen Fällen fand sich auch im Mitteldarm Chitin. Bei Lepas (Crustacea) war die Schale stark chitinhaltig. Sehr unregelmäßig gestaltet sich die Chitinverbreitung bei den Mollusken. Am stärksten ist das Vermögen der Chitinproduktion bei den Cephalopoden entwickelt, wo Schale, Kiefer und Radula mächtige Chitinablagerungen darstellen. Auch der Darm ist hier zum Teil mit einer starken Chitinhaut ausgekleidet (*Loligo*). In den Kiefern und den Radulae kommt auch bei den anderen Klassen dieses Stammes Chitin vor. Die Schalen enthalten es aber nur ausnahmsweise (*Anodonta*, *Mya*, *Pecten*) und in geringen Mengen. Die Schale von *Anodonta* zeigt nach Entkalkung eine dicke braune äußere Schicht und viele zarte innere farblose. Nur diese letzteren erwiesen sich als schwach chitinhaltig. Merkwürdig ist auch, daß von den untersuchten Lamellibranchiaten einmal der Sipho mit einer starken Chitinhaut bekleidet war (*Mya*), während er bei anderen Arten nur ganz wenig (*Tapes*) oder (*Petricola*) gar kein Chitin enthielt.

Bei den Gasteropoden wurde nur in der Radula und dem Kiefer regelmäßig Chitin gefunden; die Schale war in keinem Falle chitinhaltig. Die sehr verschiedenartig gebauten Radulae liefern mit ihren Zähnchen als violett gefärbte Chitosanpräparate einen sehr interessanten Anblick. Auch die Kiefer (*Arion*) bestehen zum Teil aus Chitin und dann ist der Darmkanal von den Kiefern bis zur Radula mit einer zarten Chitinhaut ausgekleidet. Bei *Buccinum* erwies sich auch das Operculum chitinhaltig. REICHARD (l. c.) hat es auch in der eigentümlich gallertartigen Schale von *Cymbulia Perronii* (Pteropoden) festgestellt, wo das bemerkenswerte Verhalten besteht, daß sie aus 99 Proz. Wasser und nur $^2/_3$ Proz. Chitin besteht. Bei keiner der vier untersuchten Echinodermen-Klassen konnte Chitin nachgewiesen werden; ebensowenig bei den Vermes in den Klassen der Plathelminthen, Rotatorien und Nemathelminthen. Dagegen findet es sich reichlich bei den Anneliden.

Bei den Polychäten, Oligochäten und Gephyreen bestehen die Borsten stets aus Chitin. Bei *Aphrodite* bestanden auch einige Streifchen im Pharynx, bei *Lumbricus* ein Ring im vorderen Darmteil aus Chitin. Die Cuticula der Haut war davon immer ganz frei. Bei den Brachiopoden enthielt die Schale von *Lingula* sehr viel Chitin und auch ihr Stiel ist von einer starken Chitinhaut überzogen.

Bei den Bryozoen besteht die Cuticula der Gehäuse (Cystide) stets aus Chitin, nur bei *Phoronis* fehlt es (vergl. oben). Vom Stamme der Cölenteraten enthielten die untersuchten Arten der Scyphozoen, Anthozoen und Ctenophoren kein Chitin; sehr wenig fand sich bei Spongien (Badeschwamm). Nach Reichard soll es auch in der Wand des Schwimmsackes von *Velella* (Siphonophoren) vorkommen. Bei der Klasse der Hydrozoen ist dagegen das Vermögen der Chitinproduktion stark entwickelt; es war hier stets im Periderm reichlich vorhanden. Sehr bemerkenswert ist die Angabe Westers, daß die Eischalen der Invertebraten (auch der Arthropoden) niemals die Chitinreaktion gaben, obschon sich in der Literatur meist die entgegengesetzte Meinung ausgesprochen findet. Bezüglich der Puppenhäute hat Griffiths (34) seinerzeit behauptet, daß „la substance principale dans le peau des pupes de quelques lépidoptères" aus einer besonderen Substanz bestehe, die er „Pupin" nannte. Er reinigte die Puppenhäute, löste sie in konzentrierte HCl und schied die gelöste Substanz durch Verdünnung wieder ab. So resultierte ein Körper von der Zusammensetzung ($C_{14}H_{20}N_2O_5$). Bei der Spaltung mit HCl will Griffiths Leucin bekommen haben. Mit Rücksicht auf die Tatsache, daß die Raupenhaut zweifellos aus Chitin besteht, erscheint es höchst befremdlich, daß sich dies bei den Puppen anders verhalten sollte. Wester fand denn auch in allen untersuchten Fällen sehr deutliche und schöne Chitosanreaktion und es gelang ihm auch (bei Puppen von *Smerinthus ocellata*) der Glykosaminnachweis bei Spaltung mit HCl.

In Hinblick auf die bekannte Behauptung Ambronns (l. c.), daß Cellulose einen sehr verbreiteten Bestandteil der Arthropodenskelette bilde, hat Wester verschiedene Teile des Exoskelettes von Crustaceen, Arachnoiden, Myriopoden und Insekten gereinigt und daraufhin geprüft: „Mit Chlorzink-Jod gaben bisweilen einige Teile (z. B. bei Garnelen) schwach braune bis rote Färbung. Eine Cellulosereaktion mit Jod + H_2SO_4 trat aber nie ein. Größere Mengen pulverisierten Materials mit Kupferoxydammoniak während einiger Tage behandelt, geben an dieses Lösungsmittel nichts ab. Auch auf 300° in Glyzerin erhitzte dünne Schnitte geben keine Cellulosereaktion. Ebensowenig ist bei in Chitosan umgesetzten Präparaten eine solche hervorzurufen." Er bezieht die gegenteiligen Angaben Ambronns darauf, daß bei vielen Arthropoden Substanzen vorkommen, die sich mit Chlorzinkjod (gewöhnlich aber auch schon mit Jod allein) rot bis violett färben, die sich aber leicht schon durch Behandlung mit verdünnter Lauge entfernen lassen. Ferner ist eine Verwechslung mit Chitosan nicht unwahrscheinlich, weil Ambronn sagt, daß die zweite Reaktion oft erst eintrat, „wenn man die Objekte vorher mit alkoholischer Kalilauge kocht".

Vielfach begegnet man in der Literatur der Angabe, daß auch

die Cuticula (Haut) der Würmer chitiniger Natur sei. So wenig dies für gewisse Fälle (Bryozoen, Brachiopoden, Borsten der Chätopoden) bezweifelt werden kann, so läßt sich der Satz doch keineswegs allgemein aussprechen.

Schon LASSAIGNE (60, 61) hat darauf hingewiesen, daß sich die Cuticulae von *Ascaris* und *Lumbricus* in heißer konzentrierter Kalilauge lösen, ein Verhalten, welches EISIG auch für die Cuticula der Capitelliden, MAN (76) für *Scoloplos armiger*, TIMM (121) für *Phreoryctes Menkeanus* und *Nais*-Arten und VOIGT (130) für *Branchiobdella* feststellten. Genauere Angaben über das chemische Verhalten der Oligochäten-Cuticula (*Lumbricus*) verdanken wir GOODRICH (32). Sie wurden von SUKATSCHOFF (117) und REICHARD (96) in allen wesentlichen Punkten bestätigt. Zur Reingewinnung der Cuticula wurden die in verdünntem Alkohol getöteten Würmer einige Zeit mit Wasser behandelt, worauf sich die durchsichtigen Häute leicht abziehen lassen. Nach entsprechender Reinigung zeigten sie mit MILLONS Reagens schwache Rotfärbung. „In konzentrierter HNO_3 lösen sie sich sofort mit gelber Farbe. Bringt man zu einem Tropfen konzentrierter Kalilauge ein Stückchen der Cuticula, die sich darin sofort auflöst, setzt einen Tropfen stark verdünnter $CuSO_4$-Lösung hinzu und erwärmt, so geht die blaue Farbe in Rotviolett über. . . . Frische Cuticula löst sich in heißem Wasser zu einer schwach opalisierenden Flüssigkeit, die nicht gelatiniert. Die Lösung zeigt mit MILLONschem Reagens eine schwach rosa Färbung. Durch HNO_3 wird die Lösung blaßgelb gefärbt und auf Zusatz von NH_3 orangefarbig. Mit konzentrierter Kalilauge und $CuSO_4$ erhält man eine schwach violette Färbung. Auf Zusatz von Alkohol wird die Cuticularsubstanz aus ihrer wässerigen Lösung als feiner weißer Niederschlag ausgefällt, der die Eiweißreaktionen deutlich zeigt. 20-proz. Gerbsäure ruft in der mit etwas Essigsäure angesäuerten Lösung einen weißen Niederschlag hervor. . . . In Alkohol und Aether ist die *Lumbricus*-Cuticula absolut unlöslich. In verdünnten und konzentrierten kalten Alkalien löst sie sich innerhalb weniger Minuten und in konzentrierter HCl tritt augenblickliche Lösung ein; auch in verdünnter HCl ist die Cuticula leicht löslich, selbst beim Verdünnen der Säure bis zu 1 Prom. Konzentrierte H_2SO_4 löst sofort ebenso konzentrierte Essigsäure. Pepsinsalzsäure bei 40^0 vermag die Cuticula ebensowenig zu widerstehen, wie der künstlichen Trypsinverdauung, sie wird ohne Rückstand aufgelöst. Jodjodkalium färbt die Cuticula gelbbraun, auf Zusatz von H_2SO_4 tritt kein Farbenumschlag ein. Löst man ein Stück der Cuticula in einem Tropfen konzentrierter H_2SO_4, verdünnt auf 5—10 Proz. und kocht einige Stunden auf dem Wasserbad, so ist nach der Neutralisation mit $BaCO_3$ in der abfiltrierten Flüssigkeit keine reduzierende Substanz nachzuweisen." (REICHARD l. c.). Es handelt sich daher in der Cuticula des Regenwurmes um eine sehr eigentümliche den Albuminoïden zuzurechnende Substanz, die sich aber von den meisten derselben durch ihre Löslichkeit in heißem Wasser unterscheidet. Ganz ähnliche Ergebnisse wie bei *Lumbricus* erhielt REICHARD auch bei der Untersuchung einer Gephyree (*Sipunculus nudus*). Von der dicken ziemlich kompliziert gebauten Cuticula von *Ascaris* hatte schon LASSAIGNE ihre Löslichkeit in Kalilauge hervorgehoben. SUKATSCHOFF (l. c.) stellte fest, daß sie sehr deutlich die MILLONsche Reaktion gibt und

bei künstlicher Verdauung sich bis auf die äußerste Rindenschicht löst. Desgleichen löst sie sich beim Erhitzen mit Wasser im zugeschmolzenen Rohre (Reichard l. c.). Die klare Lösung gibt mit Millons Reagenz einen feinflockigen Niederschlag, der sich beim Kochen zum Teil rötet. Die in überhitztem Wasser unlösliche Rindenschicht zeigt deutlich die Millonsche und (wie die Lösung) die Xanthoproteïnreaktion. In verdünnten Alkalien und Mineralsäuren löst sich die Cuticula bei 40° innerhalb weniger Stunden bis auf die Rindenschicht. In konzentrierter Kalilauge tritt bei Erwärmung rasche Lösung ein. Konzentrierte HCl löst bei Zimmertemperatur in einigen Stunden mit blauvioletter Farbe. Mit Pepsin-HCl oder alkalischer Trypsinlösung tritt Lösung bis auf die Rindenschicht ein. Reduktionsproben an Lösungen der Cuticula in konzentrierter H_2SO_4, die auf etwa 10 Proz. verdünnt mehrere Stunden gekocht, dann mit $BaCO_3$ neutralisiert worden waren, fielen stets negativ aus. Auch die Cuticula der Gordiiden besteht nach v. Ebner (23) keinesfalls aus Chitin, denn sie löst sich nach kurzem Kochen in Kalilauge völlig auf. Konzentrierte H_2SO_4 bewirkt Verdickung und Quellung der inneren faserigen Schicht und nach tagelanger Einwirkung schließlich Lösung, während die homogene Außenlage auch dann erhalten bleibt. Mit erwärmter HCl löst sich die Faserschicht in kurzer Zeit. Kochendes Wasser bewirkt Quellung und zugleich ein Klebrigwerden der Fasern.

Da es sich demnach auch hier um einen Eiweißkörper handelt, so erscheint es um so bemerkenswerter, daß bei Hirudineen in der Tat Chitin als Cuticularsubstanz auftritt (Reichard, l. c.). Kocht man frisch abgeworfene Häute von Hirudineen mit Kalilauge, so zerfallen sie zwar in einzelne größere Fetzen, die aber dann nicht weiter verändert werden. Viel weiter geht die Zerfaserung, wenn man älteres Spiritusmaterial benützt, doch handelt es sich auch hier nicht um eine eigentliche Lösung. Dieses Verhalten im Verein mit der von Sukatschoff festgestellten Tatsache, daß beim Kochen mit verdünnter H_2SO_4 ein reduzierender Körper gebildet wird, sowie die schöne rote Farbe, die bei Behandlung mit Chlorzinkjod oder Jodjodkalium und H_2SO_4 auftritt, lassen kaum zweifeln, daß die Cuticulae der Hirudineen aus Chitin bestehen.

Wester (l. c.) hat aber das Vorkommen von Chitin in diesem Falle ausdrücklich bestritten.

C. Chitinstrukturen.

Denken wir uns in einer stark cuticularisierten Epidermis einer Pflanze nur die Cuticula an den freien Enden der Zellen entwickelt, diese aber selbst sich unmittelbar berührend, wobei auch die Grenzen der einzelnen Plasmakörper verschwinden können, so daß ein vielkerniges Syncytium entsteht, so haben wir im wesentlichen dasselbe Bild, wie es uns in zahllosen Fällen bei den aus Chitin bestehenden Cuticularbildungen der Arthropoden begegnet. Völlig gleichgültig ist es, ob dabei die Partialcuticulae der einzelnen Zellindividuen durch deutlich erkennbare Grenzlinien voneinander gesondert oder zu einer einheitlichen Decke verschmolzen erscheinen und nur die ganz außerordentliche Mächtigkeit, welche solche Chitinablagerungen vielfach erreichen, mit der verglichen die chitinogene Zellschicht (Hypodermis)

oft verschwindend dünn erscheint, möchte vielleicht bei manchem Bedenken erregen. Sie kann aber gegen eine Gleichstellung pflanzlicher und tierischer Cuticularbildungen kaum als Einwand gelten und ist lediglich bedingt durch die ungleich größere mechanische Beanspruchung der Chitinskelette. Uebrigens findet man gerade hier alle nur denkbaren Uebergänge zwischen ganz zarten, dünnen Chitinabscheidungen, welche deckelförmig den Zellen (meist zylindrische Epithelzellen) einseitig aufsitzen bis zu jenen kolossalen geschichteten Chitinmassen, welche das Exoskelett der hartschaligen Insekten und Crustaceen bilden und, wie wir sehen werden, durch eine oft äußerst komplizierte Struktur ausgezeichnet erscheinen. In diesen extremen Fällen tritt die Aehnlichkeit mit den ihrer Entstehung nach ja ebenfalls als Cuticularbildungen zu deutenden Molluskenschalen nicht nur in struktureller Hinsicht, sondern auch darin hervor, daß oft eine völlige Loslösung von der Schicht der Bildungszellen stattfindet oder diese letzteren ganz zugrunde gehen. Es entstehen so Chitinbildungen, welche im entwickelten Zustande mit lebenden Zellen nicht mehr in Beziehung stehen (Flügel und Flügeldecken der Insekten, Schmetterlingsschuppen, Radula der Schneckenzunge u. a.).

In einfachster Form finden wir Chitinausscheidungen in weitester Verbreitung im Darmkanal von Insekten und Crustaceen (auch bei manchen Würmern), wo durch Verschmelzung der von jeder einzelnen (chitinogenen) Epithelzelle gebildeten Partialcuticulae eine zusammenhängende ununterbrochene Deckschicht entsteht.

Schon Leydig (l. c.) bemerkte, „daß beim Flußkrebs die homogene Intima (Chitinhaut), welche bei einen Tag lang in Chromsäure gelegenen Exemplaren als vollständiger Schlauch aus dem Darm herausfällt, eine zellige Zeichnung darbietet, sie hat größere Felder und innerhalb dieser wieder kleinere, die mit feinen Höckern besetzt sind. Und doch sind letztere trotz aller Aehnlichkeit keine Zellen, wenigstens wird man umsonst versuchen, dergleichen Gebilde zu isolieren.“ Leydig bemerkt ganz richtig, „daß die Zeichnung gewissermaßen der Abdruck der darunter gelegenen Zellen ist, als deren Ausscheidungsprodukt doch die homogene Intima angesehen werden muß“. Als Cuticularbildung wurde die Chitinbekleidung des Darmes in der Folge auch von Kölliker und Haeckel (51, 37) aufgefaßt, welch letzterer die betreffenden Zellen als Chitinogenzellen bezeichnete. Sehr genaue Untersuchungen des Baues verdanken wir vor allem W. Braun und A. N. Vitzou (13, 128). Der letztere beschreibt den Chitinüberzug im Oesophagus von *Maja squinado* als aus zwei deutlich verschiedenen Lagen zusammengesetzt: einer sehr dünnen homogenen inneren Schicht und einer darunter gelegenen viel dickeren Schicht, welche im Querschnitt von vertikalen Linien durchsetzt erscheint, die, wie man sofort sieht, den einzelnen Chitinogenzellen entsprechen und deren Grenzen markieren, so daß die ganze Cuticula hier (wie auch im Enddarm anderer Crustaceen) in lauter prismatische Abteilungen geteilt erscheint, deren Zahl den sezernierenden Zellen entspricht. Jedes einzelne Prisma erweist sich wieder aus zahlreichen Schichten aufgebaut und sieht daher im Querschnitt fein horizontal gestreift aus (Fig. 193a). Unmittelbar unter und in direkter Berührung mit der Chitinschicht befinden sich in einschichtiger Lage die chitinogenen Zylinderzellen. Sehr mächtig entwickelt findet sich die Chitincuticula auch im Enddarm der Crustaceen. Auch hier läßt sich eine ganz dünne innerste Lage und eine aus zahlreihen horizontal übereinander gelagerten Lamellen aufgebaute tiefere Schicht erkennen.

Schon in einem früheren Abschnitt haben wir bei gewissen Mollusken Chitinausscheidungen kennen gelernt, welche durchaus cuticularen Charakter zeigen. Der Chitinbecher und die mit Kalklagen abwechselnden Chitinschichten der *Chiton-*

Stacheln, sowie die Höhlenschichten der Sepiaschulpen seien hier in Erinnerung gebracht. Den ersteren gleichen hinsichtlich ihrer Entstehung die Borsten gewisser Würmer (Polychäten und Oligochäten). Die Bildungszelle liegt im Grunde einer besonderen Epitheleinsenkung (Ersatzborstentasche, Fig. 194) und umfaßt die ganze Basis der auf ihr sitzenden Borste wie ein Becher.

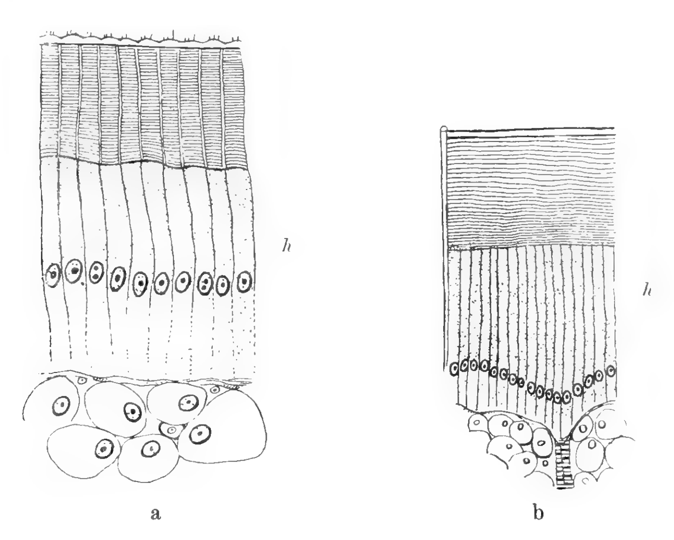


Fig. 193. *Maja squinado.* Querschnitte durch die Wand des Oesophagus (a) und des Enddarmes (b). (Hypodermis [*h*] mit geschichteter Chitincuticula). (Nach Vitzou.)

Höchst charakteristische Cuticularbildungen beschrieb Kölliker schon 1858 aus dem Magen und Schlundkopf von *Aplysia depilans.* In dem ersteren finden sich mächtige zahnartige Bildungen (Magenzähne), die wie die Cuticulargebilde im Magen der Krebse zum Zerkleinern der Nahrung dienen. Ein senkrechter Durchschnitt durch einen solchen Zahn und das zugehörige Epithel (Fig. 195a) läßt erkennen, daß von der Basis zur Spitze des Zahnes deutliche Längsstreifen verlaufen,

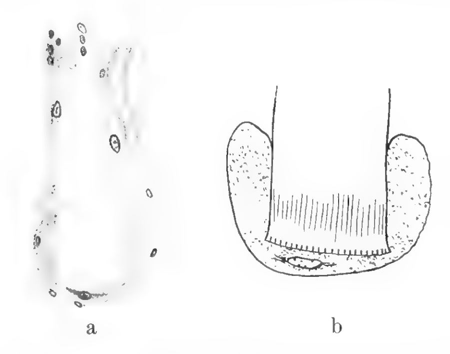


Fig. 194. *Lumbricus terrestris.* a Borstentasche mit einer jungen (Ersatz-)Borste. b Längsschnitt durch die Basis einer jungen Borste. (Nach Schepotieff.)

welche um die Breite der unterliegenden Epithelzellen voneinander abstehen und genau den Grenzlinien derselben entsprechen. Diese Linien deuten somit einfach den Anteil der einzelnen Zellen an der Bildung des Zahnes an. Außerdem finden sich noch Querlinien, welche in ziemlich großen Abständen durch die ganze Breite des Zahnes verlaufen und offenbar der Ausdruck der schichtenweisen Ablagerung

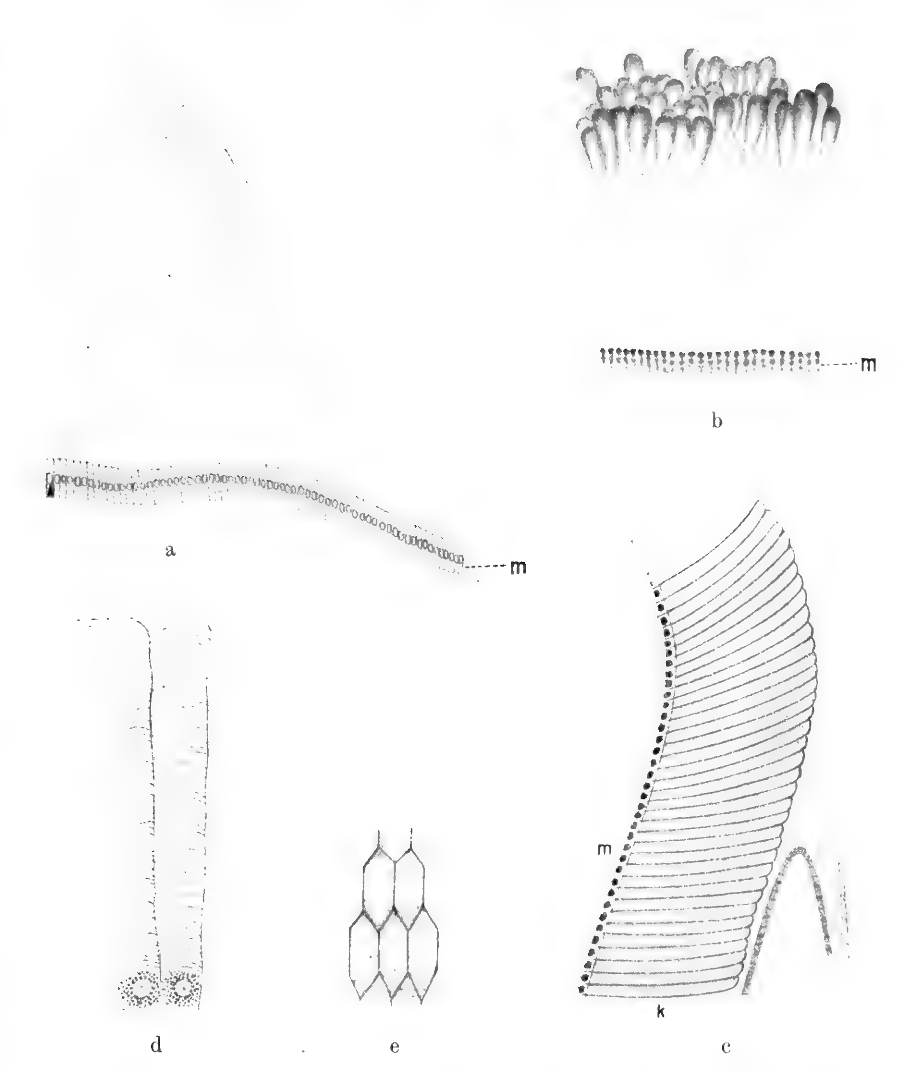


Fig. 195. a und b *Aplysia*. a Durchschnitt durch die Hälfte eines Magenzahnes. *m* Matrixepithel (chitinogene Zellen), darüber die geschichtete und den Zellen entsprechend vertikal gestreifte Cuticula. b Stückchen eines senkrechten Schnittes durch das untere Kieferende. c—e *Pleurobranchaea Meckelii*. c Senkrechter Schnitt durch den vordersten Teil des Kiefers. *m* chitinogene Zellen, *k* Cuticula. d Zwei Kieferprismen mit den dazu gehörigen Zellen stärker vergrößert. e Endflächen der Prismen von innen gesehen. (Nach Kölliker.)

sind. Eine kolossale Mächtigkeit erreicht die Cuticula am Kiefer von *Aplysia*, der eine ziemlich breite gebogene braune Platte darstellt, die die oberen und die Seitenteile des Schlundkopfes dicht hinter dem Munde einnimmt. Auf die unter dem ganzen Kiefer sich hinziehende Lage zylindrischer Epithelzellen folgt zunächst eine dicke helle und deutlich geschichtete Lage während zugleich auch sehr starke senkrechte Streifen den Anteil der einzelnen Epithelzellen an deren Bildung wenigstens stellenweise dartun. Nach außen folgt dann eine Lage ganz eigentümlicher Bildungen (Fig. 195 b) in Form von palisadenartig beisammenstehenden, braunschwarzen

keulenförmigen Fortsätzen („Reibkolben" Köllikers), die der unterliegenden Schicht ganz fest aufsitzen, die hier auch immer entsprechend den einzelnen Keulenstielen eine zarte senkrechte Streifung zeigt. Die genetische Beziehung der Kolben zu den einzelnen Zellen der Epithelschicht tritt besonders klar am hinteren dünnen Ende des Kiefers hervor, da hier die Kolben als alleinige cuticulare Ausscheidungen dem Epithel unmittelbar aufsitzen.

Außerordentlich interessant sind auch die Kiefer von *Pleurobranchaea Meckelii.* Jeder derselben bildet eine große dünne, leicht gebogene Platte, welche außer mit ihrem Rande ganz in einem in den Seitenteilen des Schlundkopfes befindlichen Falze steckt (Fig. 195c). Ein einschichtiger brauner Epithelbelag der äußeren Wand des Falzes, dessen einzelne Elemente prismatisch gestaltet sind, erzeugt den Kiefer als cuticulare Abscheidung. Derselbe besteht aus prächtigen hellen Prismen, welche an die Säulen (Prismen) der Lamellibranchierschalen erinnern und ohne jede Zwischensubstanz den Kiefer bilden. Jedes dieser Prismen beginnt außen im Zusammenhang mit einer der großen Epithelzellen, die sich daher auch fast immer mit dem Kiefer zugleich ablösen und zieht dann etwas an Breite zunehmend nach innen, um hier quer abgestutzt zu enden. Von der Fläche gesehen sind diese Prismenenden regelmäßig gestreckte Hexagone, deren vordere Ecken etwas über die je vorderen Prismen überragen, so daß eine Art dachziegelartiger Anordnung entsteht (Fig. 195d). Sind diese Chitinprismen schon durch ihre Form den Prismen, etwa von *Pinna,* sehr ähnlich, so wird die Uebereinstimmung dadurch noch größer, daß dieselben auch in der Querrichtung zahlreiche äußerst deutliche Querstreifen haben (Schichtungslinien).

Auch die mächtigen Kiefer der Cephalopoden sind trotz ihrer äußerlichen Aehnlichkeit mit echten Horngebilden der Wirbeltiere nichts anderes als mächtig entwickelte Zellausscheidungen (Cuticularbildungen).

Für die Auffassung der Chitinskelette der Arthropoden als Cuticularbildungen waren, wie die eben erwähnten Beispiele zeigen, hauptsächlich Querschnitte maßgebend, da sie ja die Beziehungen zwischen Zelle und Zellprodukt am deutlichsten erkennen lassen. Für das Studium der feineren Struktur ist aber die Untersuchung von Flächenpräparaten von besonderer Bedeutung. Die Deutung der dabei zu beobachtenden Bilder hat nun zu zwei wesentlich verschiedenen Auffassungen Anlaß gegeben. Während die einen neben ganz homogenen Chitingebilden faserige oder fibrilläre Strukturen als sehr verbreitet betrachten, haben Bütschli und seine Schüler sich bemüht, der Wabentheorie auch auf diesem Gebiete allgemeine Anerkennung zu verschaffen.

So sehr ich Bütschlis Wabenlehre Gerechtigkeit widerfahren lasse und so gerne ich ihren großen Wert voll anerkenne, so sehe ich mich doch, wie schon aus den vorhergehenden Kapiteln hervorgeht, veranlaßt, gegen ihre sozusagen schrankenlose Verallgemeinerung Stellung zu nehmen. Ohne leugnen zu wollen, daß es wabig strukturiertes Chitin gibt, kann ich doch keinesfalls zuerkennen, daß dies in allen Fällen so sei. Gerade die Cuticularbildungen der Würmer und Arthropoden liefern meiner Ansicht nach überzeugende Beispiele faseriger (fibrillärer) Strukturen, wie bezüglich der ersteren namentlich auch v. Ebner (23) gezeigt hat. Da sich an diesen zarten Cuticulae gewisse prinzipielle Fragen weit besser entscheiden lassen, so sollen sie hier auch zunächst besprochen werden.

Nach Timm (121) läßt sich bei *Phreoryctes Menkeanus* von dem dicken Hautmuskelschlauch die stark irisierende Cuticula in großen Stücken abziehen, wenn die

Tiere einige Zeit in Wasser oder schwachen Alkohol gelegen haben. Sie zeigt auf Querschnitten eine deutliche Schichtung und in der Flächenansicht ein System von sich kreuzenden Streifen, das in ziemlich gleichmäßiger Verteilung stärker hervortretende Kreuze erkennen läßt, deren Arme der Richtung der sich kreuzenden Streifen folgen (vgl. auch LEYDIG, 70). Durch Zerreißen mit der Nadel gelingt es an der Rißstelle einzelne Fasern zu isolieren. Mit der Längsachse des Körpers bilden die Fasern der Cuticula einen Winkel von etwa 45°. Die erwähnten Kreuze werden von TIMM als Lücken zwischen den Cuticularfasern aufgefaßt, die von einer ziemlich stark lichtbrechenden Masse ausgefüllt sind.

Ueber jeden Arm eines Kreuzes ziehen die zu ihm senkrecht gerichteten Fasern hinweg. Die Vereinigungsstelle der Arme bildet daher einen etwa quadratischen hellen Fleck, der in seinem Mittelpunkt die feine Oeffnung eines Hautdrüsenkanales zeigt. Außer diesen „Makroporen" zeigt die Cuticula noch eine große Zahl gleichmäßig verteilter „Mikroporen". Eine ganz analoge Anordnung der „Cuticularfasern" wie bei *Phreoryctes* fand TIMM auch bei *Lumbricus* (vgl. auch WALTHER VOIGT, 130). Schon früher haben LEYDIG (l. c.), CLAPARÈDE (18) und MOJSISOVICS (79) auf die faserige Beschaffenheit der Regenwurmhaut hingewiesen. Der letztere beschreibt sie als mehrschichtig, wobei die dünnere äußere Schicht nur von längsverlaufenden Fibrillen, die dünnere Innenschicht dagegen nur von zirkulären Fibrillen gebildet werden soll. In dem Lehrbuche der praktischen vergleichenden Anatomie von VOGT und YUNG (131) findet sich die Angabe, daß die dünne, durchsichtige Cuticula des Regenwurmes „durch feine Streifen, welche sich unter Winkeln von 70—80° schneiden und welche besonders an ihren Kreuzungsstellen sichtbar sind, in kleine Vierecke geteilt wird". Eine Zerspaltung der Cuticula durch Reagentien gelang nicht. Bei starker Vergrößerung erkennt man an den Kreuzungspunkten der Streifen feine Poren; Mündungen von Porenkanälen, welche die Cuticula in ihrer ganzen Dicke durchsetzen. Nach CERFONTAINE (15) besteht die Cuticula des Regenwurmes aus zwei Schichten von deutlich faserigem Bau. Die einzelnen Fasern sieht man an zerrissenen Cuticularfetzen randständig gelegentlich isoliert hervorragen. In der Flächenansicht erkennt man eine Menge kleiner Kreuze (Fig. 196), welche durch sich rechtwinklig überkreuzende Spalten in beiden Schichten gebildet werden. Die Spalten entsprechen der Verlaufsrichtung der sich ebenfalls rechtwinklig kreuzenden Fasern beider Schichten. Mit der Körperachse bilden die Fibrillen einen Winkel von 45°. An der Innenfläche der Cuticula beschreibt CERFONTAINE ein Netzwerk mit polygonalen Maschen, welches er als Abdruck des hypodermalen Epithels deutet, dessen Produkt die Cuticula darstellt.

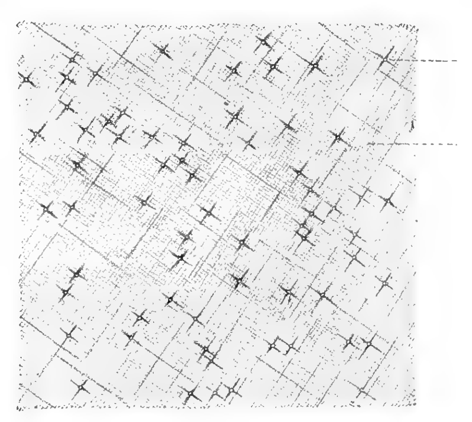


Fig. 196. Flächenansicht der Hautcuticula vom Regenwurm. (Nach C. SCHNEIDER.)

LEYDIG hat die Cuticula von *Branchiobdella* untersucht und gibt an, „daß das Bild sich so ausnimmt, als ob gekreuzte Faserlagen die Cuticula zusammensetzten". Er vermochte sich jedoch nicht zu überzeugen, „daß die Linien der Ausdruck von wirklichen einzeln für sich bestehenden Fasern sind". Er hält die Fäden für „Verdickungen von homogenen Substanzlagen".

Durch eine sehr mächtig entwickelte, mehrschichtige Cuticula zeichnen sich

die Ascariden aus (Fig. 197). Leydig (72) beschreibt die Cuticula von *Ascaris megalocephala* als vierschichtig. Von den dicksten Lagen erhält er den Eindruck, „als ob ihre Hauptmasse von einer Art Gallert erzeugt würde, durchsetzt von senkrecht gestellten Bälkchen“. Die innerste Schicht ist homogen, läßt aber „sehr feine senkrechte Strichelchen erkennen“. Die nächstfolgende Schicht zeigt ein faseriges Gefüge, „wobei die Fasern oder Bälkchen zu einem Geflecht sich verbinden und ihr schließt sich nach außen die dritte Schicht von gallertiger Beschaffenheit“ an. „Dabei sind die Bälkchen (‚Fasern‘ B.) regelmäßiger in Abständen geordnet, quer auf die Längsachse des Tieres“. Die vierte oder Grenzschicht der Haut nach außen hat wieder das Aussehen einer Cuticula im engeren Sinne; sie ist „homogen, streifig geschichtet mit querringeliger Skulptur“. Nach Vogt und Yung (l. c.) liegt zu äußerst eine Schicht „von chitinöser (?) Beschaffenheit“, die eine Querstreifung erkennen

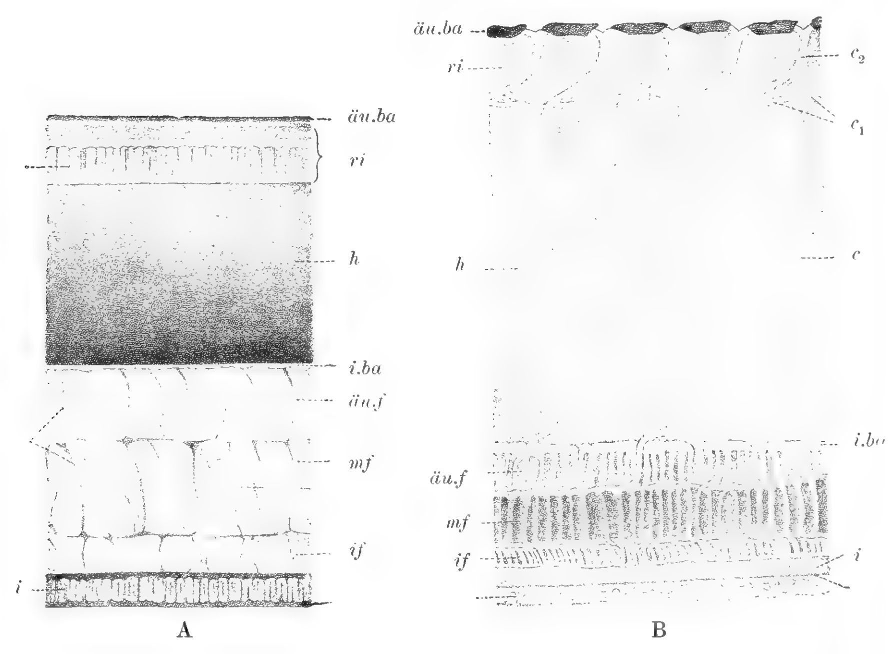


Fig. 197. *Ascaris megalocephala.* Cuticula, quer (A) und längs (B) geschnitten. *i* Innenlage, *if, mf, äu.f* innere, mittlere und äußere Faserlage, *i.ba* innere Bänder, *h* homogene Lage, *ri* Bindenlage, *äu.ba* äußere Bänder, c, c_1, c_2 Lymphkanälchen. (Nach Toldt.)

läßt und aus Bändern mit parallen Rändern zusammengesetzt ist. Durch Mazeration lassen sich diese Bänder, deren Länge dem halben Umfang des Wurmes gleichkommt, isolieren. Auf diese Außenschicht folgt eine dickere Lage, die sich in Flächenansicht durch eine feine schräge Streifung auszeichnet, welche „von sehr dünnen in zwei Höhenlagen angeordneten Fäserchen herrührt“. Da die Richtung dieser letzteren in den zwei Schichten entgegengesetzt ist, so bietet die Flächenansicht eine Schraffierung mit gekreuzten Streifen dar. Durch Zerzupfen gelingt es, die Lamellen der Faserschicht zu trennen und auf jeder die einfache schräge Streifung zu sehen. Czermak (20), welcher schon 1852 auch einige Angaben über das optische Verhalten der Cuticula von *Ascaris* mitteilte, erwähnt ebenfalls unterhalb der äußeren Bänderlage eine dicke „homogene Schicht“, auf welche eine Lage von Fasern folgt, die „unter sich parallel in schräger Richtung

verlaufen; hierauf folgt eine zweite solche Lage von schrägen Fasern, die sich mit den Fasern der vorigen Schicht unter einem Winkel von weniger als 45° kreuzen". „Gegen die Längsachse des Tieres sind die Fasern beider Schichten unter demselben Winkel nur von entgegengesetzter Seite her geneigt und laufen also eigentlich in Spiraltouren. Dieser Neigungswinkel beträgt etwas mehr als die Hälfte von 135°." Die Fasern der äußeren Schicht verlaufen in linksgewundenen, jene der inneren in rechtsgewundenen Spiralen. Czermak fand die Cuticula von *Ascaris* doppeltbrechend und zwar in gesetzmäßiger Beziehung zur Verlaufsrichtung der sichtbaren band- oder faserförmigen Strukturelemente. Später hat dann auch C. Toldt (122) den feineren Bau der Cuticula von *Ascaris* zum Gegenstand sehr eingehender Untersuchungen gemacht.

Ich gehe auf die hier vorliegenden sehr komplizierten Verhältnisse nicht näher ein, weil sich aus denselben keine entscheidenden Aufklärungen in der Frage, ob Wabenstruktur oder Fasern, ergeben.

Auch die gewöhnliche Form der Cuticula der Anneliden ist nach Kölliker (l. c.) die einer in zwei Richtungen streifigen, gegittert aussehenden Haut mit oder ohne Poren (so bei *Alciope*, *Aphrodite*, *Sipunculus*, *Nereis*, *Cirratulus*, *Eunice*, *Arenicola*). Die Streifen dieser Cuticula, die ziemlich rechtwinkelig sich kreuzen, liegen auch hier in zwei Lagen und scheinen von Fasern herzurühren; wenigstens lassen sich bei *Sipunculus* durch Zerzupfen der Cuticula leicht steife Fasern isolieren.

Demgegenüber hat nun Sukatschoff (117) behauptet, daß die Cuticula des Regenwurmes, sowie die von *Aulostomum gulo* und *Hirudo* durchweg wabig gebaut sei und Gleiches hatte Bütschli schon vorher an der Cuticula von *Phascolosoma* und *Branchiobdella* beschrieben (11). Beide machen hauptsächlich die Bilder optischer Durchschnitte sowie von Querschnitten geltend, an denen sich statt der zu erwartenden Durchschnitte von Fibrillen Wabenschichten zeigten (vgl. die Figuren auf Taf. 24 der Arbeit von Sukatschoff). Wie leicht es hier, namentlich bei den „stets mit stärksten Vergrößerungen" untersuchten Objekten, zu Täuschungen kommen kann, geht sehr klar aus einer Arbeit von v. Ebner (23) hervor, deren Ergebnisse ich in allen Punkten bestätigen kann. „Die Probleme, um die es sich bei der Entscheidung der Frage — Waben oder Fasern — bei vielen von Bütschli und seinen Schülern untersuchten Strukturen handelt, sind subjektiv optischer Natur, d. h. es dreht sich um mikroskopische Bilder, deren Deutung als Ausdruck einer bestimmten Struktur unsicher ist. Eine solche Unsicherheit bietet auch das Strukturbild der Haut vieler Würmer. Bei den Gordiiden läßt sich aber durch einfache Präparationsmethoden zeigen, daß die an zusammenhängenden Hautstücken oft suggestiv sich aufdrängenden Wabenbilder in der Tat durch sich überkreuzende Fasersysteme erzeugt werden." (v. Ebner.) Die Haut der Gordiiden besteht aus einer äußeren, faserlosen, dünnen und einer inneren viel dickeren faserigen Schicht, welch letztere einer einfachen Lage von Bildungszellen unmittelbar aufruht. In der Flächenansicht bietet die Haut je nach der Einstellung ein wechselndes Bild. „Man sieht unter Winkeln von 120° sich durchschneidende Punktreihen, die man ebensowohl als den Ausdruck sich überkreuzender Fasern, als von regelmäßig angeordneten Körnerreihen halten könnte." . . . . „Daß die Punktreihen je nach der Stellung der Mikrometerschraube zu hellen anscheinenden Wabenwänden zusammenfließen, zwischen welchen dunkle Punkte liegen, kann die Meinung bestärken, es könne sich nicht um Fasern handeln." Da sich aber solche durch Zerzupfen mit der Nadel leicht isolieren lassen und da es auch gelingt durch Schaben Bänder von parallel verlaufenden einschichtigen Fasern auf längere Strecken abzuziehen (Fig. 198a), so kann an dem Vorhandensein einer fibrillären Struktur füglich nicht gezweifelt werden. Die Dicke der Fasern fand v. Ebner zwischen 0,65 μ und 0,80 μ, bei verschiedenen Arten schwankend. Es kommen sowohl freie Endigungen

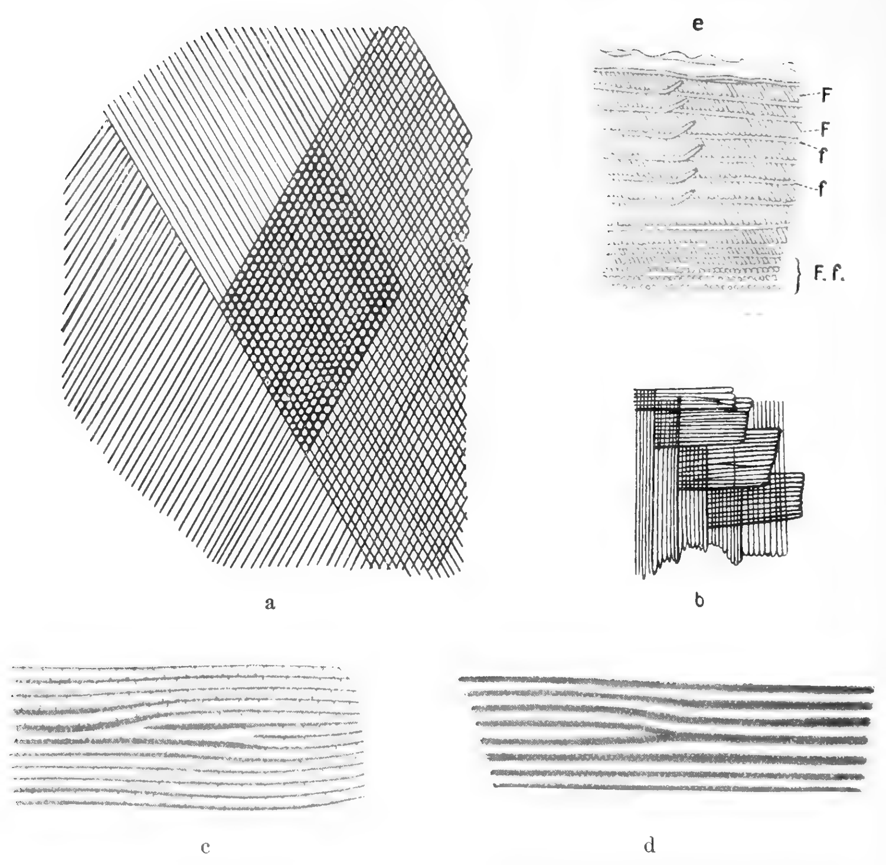


Fig. 198. *Parachordodes violaceus.* Mit dem Skalpell abgestreiftes Stück der Faserhaut (Cuticula). In der Mitte dicht aneinander liegende Lamellen mit anscheinend polygonalen Waben; rechts Waben von rhombischem Umriß; links parallele Fasern der einzelnen Lamellen. b Tangentialer Flächenschnitt durch die Haut eines kurze Zeit in Wasser gekochten Wurmes. Rand des Schnittes mit stufenweise übereinander liegenden Lamellen mit senkrecht sich überkreuzenden Fasern. c Stück einer abgezogenen Lamelle von *Gordius Villoti.* Die Fasern anscheinend gekerbt durch die Reste von Kittsubstanz der entfernten Lamelle mit überkreuzender Faserung. In der Mitte teilt sich eine Faser in zwei Aeste und weiterhin der rechte Teilungsakt abermals. d Isoliertes Band von *Parachordodes violaceus.* In der Mitte zugespitztes Ende einer Faser. e Senkrechter, unter 45° zur Längsachse des Tieres geführter Schnitt durch die Haut von *Parachordodes.* Die äußeren Schichten etwas schräg umgebeugt und daher anscheinend dicker als die inneren. *F* Schichten mit querdurchschnittenen, *f* mit längsgetroffenen Fasern (letztere wie eine Schichtgrenze erscheinend), $F_1 f_1$ innerste fast rein senkrecht durchschnittene Faserschichten mit quer- und längsgetroffenen Fasern. (Nach K. v. Ebner.)

wie auch Teilungen der Fasern vor. An Querschnitten erscheint die Faserlage der Haut geschichtet, besonders deutlich dann, wenn die eine Faserrichtung quer oder schräg, die andere der Länge nach getroffen ist. „Mit Absicht kann man das erreichen, wenn man die Schnitte unter einem Winkel von etwa 45° zur Längsrichtung der Tiere führt (Fig. 198e). Hat man das Präparat in Paraffin eingebettet, so geht der Kreuzungswinkel der Faserlagen, der normalerweise 120° beträgt, auf annähernd 90° herab. Schnitte, welche an solchen Präparaten senkrecht zur Oberfläche und zugleich unter einem Winkel von 45° zur Längsrichtung des Tieres ge-

führt werden, treffen nun die Faserlagen abwechselnd rein quer und rein der Länge nach (Fig. 198e)." Solche Querschnitte zeigen dann zwischen gekreuzten Nicols das Bild abwechselnd heller und dunkler Streifen, wenn sie unter ± 45° zu den Polarisationsebenen orientiert sind. „Es findet dies seine Erklärung darin, daß die Fasern — wie die meisten tierischen Fasern — positiv einachsig doppelbrechend sind. Mit Hilfe einer eingelegten Gipsplatte Rot I. Ordnung überzeugt man sich auch leicht von dem positiven Charakter der Doppelbrechung der Fasern." . . . „Einzelne isolierte Fasern sind so schwach doppeltbrechend, daß dies mit den gewöhnlichen Vorrichtungen nicht nachzuweisen ist. Wohl aber kann man an stark mit Goldchlorid imprägnierten Isolationspräparaten mit Hilfe eines Nicolschen Prismas über dem Okular auch an einzelnen Fäserchen den Pleochroismus erkennen. Sie erscheinen bläulich, wenn die Polarisationsebene senkrecht zur Faserrichtung steht, dagegen mehr rötlich, wenn sie zu letzterer parallel orientiert ist." (v. Ebner.) „Isolierte Hautstücke in der Flächenansicht untersucht zeigen sehr deutliche Doppelbrechung beim Drehen zwischen gekreuzten Nicols und zwar ein Maximum der Helligkeit, wenn der Halbierungswinkel der Faserkreuzung unter ± 45° zur Polarisationsebene orientiert ist. Untersucht man mit eingelegter Gipsplatte Rot I, so ergibt sich ein Steigen der Farbe, wenn die Halbierungslinie des spitzen Winkels der Faserkreuzung mit dem Hauptschnitt der Gipsplatte zusammenfällt, dagegen ein Sinken der Farbe, wenn diese Richtungen zueinander senkrecht stehen." (v. Ebner.)

Mit den leimgebenden Bindegewebsfibrillen, Chitin- und Sponginfasern, teilen die Fasern die Haut der Gordiiden die Eigenschaft, daß die positive Doppelbrechung durch die Einwirkung von Phenolen und Phenolaldehyden — am besten mit Salicylaldehyd nach vorheriger Entwässerung mit Alkohol — in eine negative umgewandelt wird (v. Ebner). Nach Bütschli und seinen Schülern wären isolierbare Fasern aus Cuticularbildungen im allgemeinen als Kunstprodukte anzusehen und dementsprechend nicht drehrund, sondern mit zarten seitlichen Anhängen, den abgerissenen Wabenwänden, besetzt. Demgegenüber sind die Hautfasern bei den Gordiiden völlig drehrund und glatt, der Anschein seichter Einkerbungen, deren Abstand der Dicke der Fasern entspricht, entsteht nur im Zusammenhange an isolierten Bändern paralleler Fasern und ist durch den Druck der benachbarten durch die Präparation entfernten Faserlagen, bzw. durch Reste einer verkittenden Substanz verursacht (Fig. 198c).

Wie bei allen Faserstrukturen, welche positiv einachsig doppelbrechend sind und die optische Achse in der Faserrichtung haben, tritt bei Quellung (durch Kochen mit Wasser) eine Verkürzung und gleichzeitige Verdickung der Fasern ein (wobei sich aber ein Wurmstück im ganzen verlängert, indem der Kreuzungswinkel von 120° fast auf 90° sinkt).

v. Ebner, der im Anschluß an seine Untersuchungen an Gordiiden auch die Cuticula anderer Würmer prüfte (Regenwurm) ist geneigt, alle die scheinbar für Wabenstruktur sprechenden Bilder als Trugbilder aufzufassen und ich kann ihm hierin für die in Rede stehenden Objekte nur zustimmen. Alle bekannten Tatsachen lassen sich bei Annahme einer fibrillären Struktur in einfachster Weise erklären, während sie vom Standpunkt der Wabentheorie kaum begreiflich erscheinen.

In bezug auf den feineren Bau des Chitinpanzers der Arthropoden liegt schon aus dem Jahre 1842 eine Untersuchung von Hermann Meyer (78a) vor, in welcher Mitteilung gemacht wird über eine höchst merkwürdige Struktur der Hartgebilde von *Lucanus cervus*. Meyer untersuchte die Skeletteile nach längerem Mazerieren in Kalilauge (tage- oder wochenlang), wobei dieselben nach und nach entfärbt wurden und eine knorpelige Konsistenz annahmen. Er spricht von einem

äußeren und inneren „Epidermisüberzug“ der aus nebeneinander gereihten polygonalen Zellen bestehen soll. Auch Leydig (69) konstatierte nicht nur beim Hirschkäfer, sondern auch bei anderen Insekten (*Scarabaeus, Anoplia, Locusta, Forficula*) eine zellige Zeichnung der Oberfläche, beurteilt dieselbe aber schon ganz richtig als nicht direkt auf eine Zusammensetzung aus Zellen hindeutend. Die Mittelschicht der Chitinhülle des Hirschkäfers beschreibt Meyer „als eine glashelle Masse, welche von zahlreichen schwarzen Linien durchschnitten wird“. Diese Zeichnung wird durch mehrere Reihen von Parallellinien in regelmäßigem Abstande von 0,008 mm hervorgebracht. „Die Richtungen der verschiedenen Reihen von parallelen Linien durchkreuzen sich immer in Winkeln von 45° oder von 90°.“

Besonders schön ist die Zeichnung, „wenn die Kreuzungsstellen mehrerer Reihen von parallelen Linien sich einander decken; ist dies der Fall, dann ist die glashelle Masse mit vielen in regelmäßigen Abständen voneinander befindlichen 8-strahligen schwarzen, sternförmigen Figuren übersät“. „Die erwähnte Masse läßt sich leicht in mehrere dünne Platten spalten, die dünnsten Platten erkennt man dann als zusammengesetzt aus glashellen Stäben, welche scharf begrenzte dunkle parallele Ränder haben. Die einzelnen Stäbe lassen keine feinere Struktur erkennen. Wird dagegen eine einfache Stabschicht unter das Deckglas gedrückt, so bemerkt man vielfach zahlreiche Anastomosen der nebeneinander liegenden Stäbe. Die anastomosierenden Aeste gehen unter spitzen Winkeln von den Stäben ab und legen sich nach kurzem Verlauf an den benachbarten Stab an. In den anastomosierenden Aesten läßt sich auch eine recht bemerkbar ausgedehnte Längsstreifung erkennen, worin vielleicht ein Hinweis auf feinere Formelemente der Stäbe liegt.“ (Meyer.)

An Querschnitten der Cuticula erkennt man, daß je nach der Dicke derselben eine verschieden große Zahl von Stabschichten in die Bildung der Schale eingeht. Meyer zählte deren bis zu 16.

Die Beobachtungen von H. Meyer haben in der Folge nur wenig Beachtung gefunden, was wohl zum Teil darauf zurückzuführen sein dürfe, daß ihre Mitteilung von keinen Abbildungen begleitet war, ohne die man sich nur schwer eine Vorstellung von den wunderbaren Strukturverhältnissen, um die es sich hier handelt, bilden kann. Auch die einzige später (1855) von Leydig gegebene Figur eines Durchschnittes durch die Flügeldecke von *Lucanus cervus* entspricht den wirklichen Verhältnissen nur zum Teil. Er findet die Chitinhaut beim Hirschkäfer aus 0,004 bis 0,006‴ breiten Schichten zusammengesetzt, die ihrerseits aus „zylindrischen Massen“ (Meyers „glashelle Stäbe“) bestehen, die in den aufeinander folgenden Schichten in gekreuzter Richtung verlaufen und die Leydig den Bindegewebsbündeln in der Haut höherer Tiere gleichstellt. 10 Jahre früher hatte auch C. Schmidt (107) bei Gelegenheit physiologisch-chemischer Untersuchungen die Beobachtung gemacht, daß das Chitinskelett verschiedener Insekten einen ausgeprägt faserigen Bau besitzt. Nachdem er Flügeldecken (z. B. von *Melolontha*) sukzessive mit Wasser, Alkohol, Aether und schließlich mit mäßig konzentrierter Kalilauge in der Wärme ausgezogen hatte, bis sie farblos und durchsichtig erschienen, sah er „mehrere Lagen scharf begrenzter Faserschichten so übereinander gelagert, daß über jeder Längsfaserschicht eine Querfaserschicht usw. lag, so daß das Ganze mit den in der obersten Schicht steckenden unveränderten Haaren den Anblick eines regelmäßigen zierlichen Gitters darbot.“ (C. Schmidt.)

Kölliker (51) gedenkt eines solches Baues bei den Flügeldecken von *Dytiscus marginalis* und zwar erschienen hier die „Fasern“ nicht in Form dickerer Stäbe, wie bei *Lucanus cervus*, sondern wie bei den Anneliden so, „daß sie eine dichte feine, in zwei Richtungen sich kreuzende Streifung bedingten“.

Meine eigenen Untersuchungen beziehen sich auf verschiedene Käfer (*Lucanus cervus, Oryctes nasicornis, Dynastes Hercules, Chalconotus cupreus, Cybister Owas, Rhynchophorus Phoenicis*) und Crustaceen (*Astacus, Homarus, Squilla mantis*).

Bei den genannten Lamellicorniern besteht, abgesehen von der äußersten dünnen und pigmentierten Emailschicht („Außenlage“ BÜTSCHLIS), welche, wie bei allen Käfern, eine sehr ausgeprägte polygonale Zellenzeichnung erkennen läßt, jede einzelne Lamelle der geschichteten „Hauptlage“ des Chitinskelettes aus durchsichtigen, von der Seite her etwas flachgedrückten Stäben („Balken“) oder dicken Fasern, die im allgemeinen parallel verlaufend und stellenweise miteinander anastomosierend, ihrerseits wieder aus sehr feinen Fibrillen bestehen. Bei genauerem Studium eines Flächenpräparates, wie man es z. B. aus der äußeren Wand des Femur eines Hirschkäfers nach Mazeration in Kalilauge erhalten kann, erkennt man, daß jene Balken nur selten auf längere Strecken hin unverzweigt verlaufen, sondern sich stellenweise spalten oder, wie schon erwähnt, durch kurze Anastomosen verbunden sind. Dadurch entsteht ein geflechtartiges Gefüge, welches oft sehr an das Bild der Blätterschichten der Gastropoden-Schalen erinnert, wenn dieselben von der Schmalseite der einzelnen Elemente her gesehen werden. Gewöhnlich erfolgt die Spaltung der Balken — wie bei den nur sehr viel feineren Fasern in der Haut der Gordiiden (vgl. oben) — genau in der Mittellinie, so daß der Länge des Spaltes entsprechend zwei nur halb so breite Bänder dicht nebeneinander verlaufen, um sich später wieder zu vereinigen. Dabei ist der Verlauf der Balken ein fast ganz gerader. Von dieser Regel kommen jedoch an anderen Skeletteilen sehr bemerkenswerte Ausnahmen vor (vgl. weiter unten). Besonders bemerkenswert ist die Tatsache, daß sich die Richtung der Chitinfasern oder Balken in benachbarten Schichten in der Regel annähernd rechtwinklig kreuzt (Fig. 199a). Dieses Verhalten, welches schon H. MEYER (l. c.) und LEYDIG (l. c.) bekannt war, tritt besonders deutlich an Querschnitten hervor.

Es bedarf kaum des besonderen Hinweises, daß eine Struktur, wie sie sich z. B. an den Flügeldecken und am Femurskelett des Hirschkäfers findet, der mechanischen Beanspruchung der betreffenden Teile in ausgezeichneter Weise angepaßt ist. Handelt es sich doch hier nicht wie bei den Extremitätenknochen der Wirbeltiere vorwiegend um Druckwirkungen, welche sich parallel der Längsachse fortpflanzen entsprechend der Last des darauf ruhenden Körpers, sondern infolge der seitlich schrägen Stellung der Beine im wesentlichen um die Notwendigkeit einer Verbiegung Widerstand zu leisten. Ein hoher Grad von Elastizität und Biegungsfestigkeit ist hier die Vorbedingung genügender Brauchbarkeit und dieser wird offenbar durch den geflechtartigen Charakter der Struktur am besten Genüge geleistet.

Wenden wir uns zur Betrachtung der feineren Struktur dickerer, eine größere Druckfestigkeit bietender Skeletteile, so begegnen wir zwar im wesentlichen immer wieder derselben Elementarstruktur, dem Aufbau aus übereinander geschichteten faserigen Lamellensystemen, aber der Verlauf der „Fasern“ erleidet dann mannigfache Abänderungen. In höchst charakteristischer Weise tritt die zweckmäßige Anpassung der Struktur an die besondere Funktion an den zu mächtigen, geweihartigen Fortsätzen umgestalteten Oberkiefern des männlichen Hirschkäfers hervor.

Jeder senkrecht zur Achse des eine hohle, ziemlich dickwandige Röhre bildenden Hornes geführte Schnitt läßt den geschichteten Bau der Wand schon bei ganz schwacher Vergrößerung auf das deutlichste erkennen und bietet bei starker Vergrößerung das zierliche Bild, wie es in Fig. 199c darzustellen versucht wurde. Man sieht wieder, wie die histologischen Elemente in den aufeinander folgenden Lamellen sich winklig, oft unter nahe 90° kreuzen, nur sind es nicht, wie in den Flügeldecken und Beinen, Stäbchen von rundlichem Querschnitt, sondern vielfach ziemlich hohe, flachgedrückte, bandförmige Streifen, die auf der schmalen Kante stehend wie die Blätter eines Buches in langer Reihe parallel nebeneinander liegen.

Auf Grund des später zu schildernden optischen Verhaltens erscheint es



a

b

c

Fig. 199. *Lucanus cervus.* a Flächenschnitt der Femurwand; man erkennt vier sich annähernd rechtwinklig überkreuzende Faser(Balken-)schichten, daneben eine Einzelschicht. b Querschnitt durch das Brustschild, die Balken sind abwechselnd quer- und längsgetroffen. c Teil eines Querschnittes durch ein Horn (Oberkiefer). Die Balken haben hier die Form bandförmig abgeplatteter Streifen, die wieder quer- und längsgetroffen sind. (Nach Biedermann.)

zweifellos, daß auch die breiten Chitinbänder des Hirschkäferhornes aus feinsten Fibrillen, welche der Achse parallel verlaufen, zusammengesetzt sind.

Im allgemeinen erscheint demnach die Chitinwand des Oberkiefers im gegebenen Falle aus einem System konzentrisch angeordneter Lamellen aufgebaut, welche den zentralen Hohlraum wie ineinander gesteckte Röhren umziehen und von denen wieder jede einzelne aus zahlreichen langen flachgedrückten Chitinbändern besteht. Regel ist es nun, daß in unmittelbar benachbarten Lamellen die Verlaufsrichtung der Fasern sich kreuzt, so daß, während die eine Röhre aus horizontal übereinander

geschichteten Ringen besteht, von denen jeder ein in der Fläche zusammengebogenes Chitinband darstellt, die nächstfolgende aus radiär und mit der langen Achse parallel der Röhrenachse gestellten ebensolchen Chitinbändern besteht, deren Breite (Höhe) mit der Richtung der Radien des Querschnittes zusammenfällt. Von diesem regelmäßigen Bau kommen mannigfache Ausnahmen vor, bezüglich deren ich auf meine Arbeit (7) verweisen muß. Besonders an schrägen Flächenschnitten sieht man, wie sich die einzelnen, durch übereinstimmende Richtung ihrer Elemente ausgezeichneten Bänderzüge in der mannigfachsten Weise und unter den verschiedensten Winkeln durchkreuzen und verflechten, obschon der Grundtypus der Struktur, die Uebereinanderlagerung gekreuzter Bänderschichten immer deutlich erkennbar bleibt.

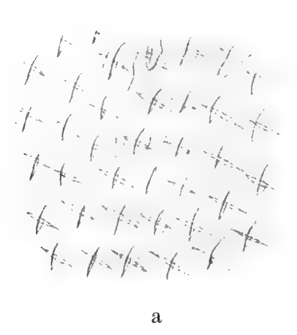
Man sieht, daß es sich hier um „funktionelle Strukturen" handelt, die kaum minder kompliziert sind, als beispielsweise in der Wand eines Röhrenknochens der Wirbeltiere. Besonders hervorzuheben sind die ganz unverkennbaren Analogien mit dem Verlauf der Fibrillen in den konzentrischen Lamellen eines HAVERSschen Systemes, die, wie wir sehen werden, in anderen Fällen noch viel deutlicher hervortreten.

Stellenweise begegnet man in den Skeletteilen des Hirschkäfers einer Struktur, wie sie bei anderen Käfern überall als typisch und charakteristisch gefunden wird. Man denke sich im Flächenbilde die einzelnen parallel nebeneinander verlaufenden bandartigen Streifen in ausgiebiger Weise miteinander verschmolzen, so daß nur kurze, den Grenzlinien entsprechende Spalten die Sonderung der einzelnen Elemente andeuten, so erhält man schließlich eine gleichartige dünne Chitinlamelle, die der Achsenrichtung der Bandfasern entsprechend von meist nur kurzen, schmalen Spalten durchschnitten wird, also in gewissem Sinne eine gefensterte Haut, wie sie in sehr vergröberter Form in den elastischen Platten der Arterienwände bei Wirbeltieren gegeben sind.

In typischer Weise finden wir eine solche Struktur der Hauptschicht an den Flügeldecken von *Oryctes nasicornis* (Nashornkäfer) entwickelt.

Die Flügeldecken bieten hier ein vorzügliches Untersuchungsmaterial, wenn man sie in derselben Weise, wie dies schon oben geschildert wurde, einer vorläufigen längeren Behandlung mit Kalilauge unterwirft. Hat man dann die wieder sehr schön polygonal gefelderte dunkelbraune Emailschicht entfernt, so lassen sich von der gelblich gefärbten Chitinmasse des Flügels mittels Skalpell und Pinzette dünnere und dickere Lamellen, zum Teil von äußerster Zartheit, abziehen, welche der mikroskopischen Beobachtung ohne weitere Vorbereitung zugänglich sind. Betrachtet man zunächst eine solche Lamelle oder richtiger ein Lamellensystem von mittlerer Dicke bei nicht zu starker Vergrößerung (etwa Zeiß C), so sieht man an allen Stellen, die einen genau senkrechten Aufblick auf die Ebene des Präparates gestatten, diese in zierlichster Weise übersät mit in ganz regelmäßigen Abständen voneinander liegenden dunklen Kreuzchen, die sich bei tieferer Einstellung hell darstellen. Bei genauem Zusehen erkennt man leicht, daß die beiden Schenkel der Kreuze nicht in einer und derselben Ebene, sondern übereinander liegen und daher verschiedenen Teillamellen des Präparates angehören müssen. Jedes Kreuzchen ist von einem offenbar als optisches Phänomen zu deutenden elliptischen Hofe und zwar derart umgeben, daß die Schenkel des Kreuzes den Achsen der Ellipse entsprechen. Besonders deutlich tritt dies bei hoher Einstellung hervor (Fig. 200a). Bei Anwendung stärkerer Systeme zeigt sich nun sofort, daß man es mit verhältnismäßig kurzen Spalten zu tun hat, welche übereinander liegende, benachbarte Lamellen derart durchsetzen, daß sich ihre Richtung in der einen Schicht mit jener in der nächst darauffolgenden rechtwinklig kreuzt und daß außerdem die sich überkreuzenden Spalten genau zentriert sind, d. h. daß ihre Mittelpunkte sich decken. Liegen in einem derartigen Präparate mehr als zwei elementare Lamellen übereinander, so kann man sich durch

allmähliches Senken des Tubus leicht überzeugen, daß die Lage der Spalten in allen einzelnen Lamellen insofern eine ganz gesetzmäßige ist, als ihre Mittelpunkte stets sich decken. Dabei kann aber die Richtung der Spalten sehr verschiedenen Durchmessern eines Kreises entsprechen, den man sich um den gemeinsamen Mittelpunkt mit dem Radius der halben Spaltlänge denkt. In einem gegebenen Falle, wo in zwei benachbarten Schichten die Spalten sich rechtwinklig kreuzten, bildete die Richtung der Spalten in der darunter liegenden dritten Schicht mit jener in der ersten und zweiten einen Winkel von 45°, während die Spalten der vierten Schicht sich wieder mit jenen der dritten rechtwinklig kreuzten.



a



b

Fig. 200. *Oryctes nasicornis.* a Ein kleiner Teil von zwei sich überdeckenden Lamellen der Flügeldecken von der Flächen gesehen gekreuzte Spalten. b Eine Lamelle der Flügeldecken isoliert von der Fläche gesehen, Anordnung der Spalten. (Nach Biedermann.)

Die Gleichförmigkeit des geschilderten mikroskopischen Bildes wird nur unterbrochen durch die braun gefärbten kreisrunden Querschnitte von haarähnlichen Gebilden, welche alle Schichten senkrecht durchsetzen. Stellt man genau auf das Niveau einer einzelnen Lamelle ein, wobei die ihr zugehörigen Spalten deutlich als solche hell erscheinen (Fig. 200b), so bemerkt man leicht, daß dieselben derart in schrägen Reihen angeordnet sind, daß je zwei in der Längsrichtung aufeinander folgende Spalten seitlich etwas gegeneinander verschoben sind, und der Anfang der einen nicht in die Verlängerung der anderen Spalte, sondern seitlich neben das Ende dieser letzteren zu liegen kommt. Es entstehen auf diese Weise treppenartig abgestufte Spaltreihen, welche wieder zueinander in der Beziehung stehen, daß in der Regel die Mittelpunkte der Spalten einer Längsreihe den Lücken zwischen zwei Spalten der nächstvorhergehenden Reihe querer Richtung entsprechen (Fig. 200a, b).

Man kann demgemäß nicht eigentlich sagen, daß eine solche Chitinlamelle aus parallel zueinander angeordneten bandartigen Streifen, wie in der Regel beim Hirschkäfer, besteht, obwohl ja eine deutlich ausgeprägte Gliederung in der Längsrichtung der Spalten sofort in die Augen springt. Vielmehr handelt es sich um eine geflechtartige Struktur, indem je zwei etwas schräg verlaufende Längszüge durch schräge Queranastomosen, die in regelmäßigen Abständen aufeinander folgen zu einem Ganzen verbunden sind, zu einer gefensterten Chitinlamelle, wie sie, allerdings nur stellenweise, auch in Skeletteilen des Hirschkäfers vorkommen.

Wenn es einiger Aufmerksamkeit bedarf, um diesen Bau bei normaler Uebereinanderlagerung mehrerer Schichten zu erkennen, so tritt er mit größter Deutlich-

keit auf den ersten Blick hervor, wenn man ein Präparat vor sich hat, das nur aus einer einzigen Elementarlamelle besteht. Es gelingt, wie schon erwähnt, gar nicht selten, solche ganz dünne Häutchen von der Fläche eines mit Kalilauge behandelten Flügels abzuziehen und ich verweise in dieser Beziehung auf die beistehende Fig. 200b. Die Aehnlichkeit mit einem geflochtenen Netz tritt hier besonders deutlich an Stellen hervor, wo infolge eines seitlich einwirkenden Zuges die sonst ganz schmalen spindelförmigen Spalten zu Löchern von elliptischem Umriß ausgedehnt erscheinen. Vergegenwärtigt man sich die geschilderten Strukturverhältnisse und berücksichtigt man namentlich den Umstand, daß die Spalten in allen einzelnen Schichten unabhängig von ihrer jeweiligen Richtung immer so liegen, daß sich ihre Mittelpunkte decken, so wird klar, wie die ganze Dicke des Flügels von senkrecht verlaufenden Porenkanälchen durchsetzt sein muß, deren Entstehung aber nicht, wie vielfach angenommen wird, auf einer siebartigen Durchbohrung der einzelnen übereinander geschichteten Lamellen mit runden Löchern, sondern auf der Deckung der sich kreuzenden Spalten beruht. Es ist wichtig, sich diese Verhältnisse an einem Objekte von so durchsichtigem Bau mit relativ groben Strukturelementen klar zu machen, da es in anderen Fällen ungleich schwieriger ist, den wirklichen Sachverhalt zu erkennen und gerade die geflechtartige Struktur der Chitinlamellen sehr verbreitet zu sein scheint.

Einen im ganzen ähnlichen Bau wie bei *Lucanus* und *Oryctes* zeigt auch der Chitinpanzer von *Dynastes Hercules*, doch sind hier manche Verhältnisse infolge der Größe der Strukturelemente leichter und deutlicher zu erkennen als in irgendeinem anderen mir bekannten Falle. Betrachtet man einen recht dünnen Flächenschnitt oder noch besser eine ganz isolierte abgezogene Lamelle vom Kopf oder Brustschild des Käfers, nachdem das Chitin durch längere Mazeration in Kalilauge entsprechend erweicht ist, so erhält man ein Bild, dessen Aehnlichkeit mit einem entsprechenden Präparat vom Hirschkäfer unmittelbar in die Augen fällt. Wieder handelt es sich um ausgeprägt faserige Lamellen, welche von zahllosen parallelen Spalten von sehr verschiedener Länge durchsetzt sind (Fig. 201c). Faserbündel sind hier viel weniger deutlich individualisiert, als bei *Lucanus*, so daß der netz- oder geflechtartige Charakter der Lamellen mehr hervortritt. Neben den zahlreichen schmalen Spalten bemerkt man sofort auch breitere und zum Teil sehr breite, die mehr die Form von etwas spindelförmig in die Länge gezogenen Löchern besitzen. Ich brauche kaum hinzuzufügen, daß die Verlaufsrichtung der Spalten, resp. der feinen Fasern der Grundsubstanz, deren Vorhandensein sich fast allerorts durch eine zarte Längsstreifung kundgibt, in je zwei benachbarten Lamellen wie in den vorigen und allen noch zu besprechenden Fällen eine gekreuzte ist (unter einem Winkel von nahe 90°).

Betrachtet man nun ein solches Flächenpräparat genauer, so erkennt man sofort, daß jene Spalträume vielfach nicht leer sind, sondern eine fein granulierte Substanz enthalten bzw. ein fein punktiertes Aussehen zeigen. An geeigneten Stellen zeigt sich nun, daß es sich um Fibrillenbündel handelt, welche in Form von rundlichen Strängen oder platten Bändern die durch die übereinander liegenden, sich kreuzenden Spalträume gebildeten Porenkanäle erfüllen und die Schichten daher senkrecht durchsetzen. Gar nicht selten findet man Stellen, wo aus den Spalten und Löchern noch mehr oder weniger lange Stücke dieser vertikalen Fibrillenbündel nach der einen oder anderen Seite herausragen, indem sie beim Abziehen der Lamellen aus den Porenkanälen eine Strecke weit mitherausgerissen wurden. Wir werden später beim Crustaceenpanzer ganz analogen nur ungleich feineren Strukturverhältnissen begegnen.

Die Untersuchung feiner Querschnitte aller dickeren Chitinbildungen von *Dynastes Hercules* (besonders von dem langen oberen Stirnhorn) bestätigt auf das

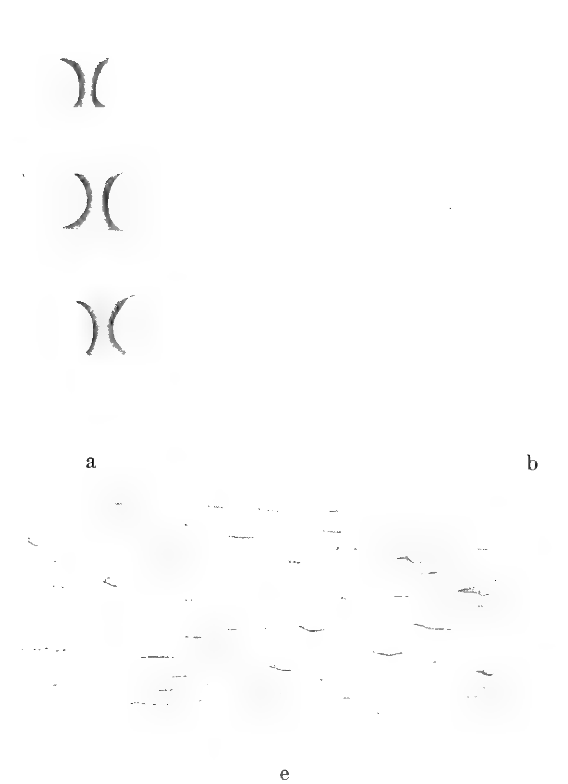


Fig. 201. *Dynastes Hercules.* a Fünf Schichten des Halsschildes im Querschnitt von einem großen Porenkanal durchsetzt. b Halsschildquerschnitt; ein großer Porenkanal mit faserig-fibrillärem Inhalt („Säulchen" Bütschlis). c Flächenschnitt des Kopfschildes, eine Lamelle mit längeren schmalen und kurzen weiten Spalten. (Nach Biedermann.)

vollkommenste die Anschauungen, welche man sich vom Bau derselben auf Grund der Untersuchung von Flächenpräparaten bilden mußte. Auf das schönste tritt wieder an jedem solchen Präparat die gekreuzte Wechsellagerung der auch hier platt-bandförmigen Fibrillenbündel in benachbarten Lamellen hervor (Fig. 201 a, b). Die viel zahlreicheren Spalten bedingen aber eine viel feinere und dichtere radiäre Streifung der mit Rücksicht auf den Fibrillenverlauf quergetroffenen Schichten. Besonders interessant sind Stellen, wo durch den Schnitt einer der größeren Porenkanäle eröffnet wurde (Fig. 201b). Man sieht dann natürlich nur diejenigen Abschnitte des Kanals deutlich, welche innerhalb jener Schichten verlaufen, deren Faserzüge senkrecht zur Längsachse durchschnitten wurden. In günstigen Fällen erscheint der Kanal noch erfüllt von dem vertikal durchsetzenden Fibrillenstrang (Fig. 201b) und man erkennt dann in der Regel sehr deutlich, wie Fasern aus den parallel zur Faserrichtung getroffenen Schichten allenthalben in die vertikale Richtung umbiegen.

Einen sehr interessanten Typus der Chitinstruktur repräsentiert *Chalconotus cupreus.* Dünne Flächenschnitte der längere Zeit in Kalilauge mazerierten Flügel-

decken lassen regelmäßig eine zierliche Felderung aller einzelnen Lamellen erkennen. Die Grenzen der polygonalen Feldchen, die zweifellos als Abdrücke der chitinogenen Zellen zu deuten sind, werden durch breite, bei hoher Einstellung mattglänzende Streifen gebildet von stärkerem Lichtbrechungsvermögen als die Substanz der Feldchenfläche. Die ganze Fläche eines solchen Lamellenkomplexes erscheint außerdem gleichmäßig fein parallel gestreift oder eigentlich gegittert, da die Fasersysteme der einzelnen sehr dünnen Schichten einander wieder annähernd rechtwinklig überkreuzen. Das Grundprinzip des Baues ist also wieder dasselbe, wie bei den Lamellicorniern, nur daß die Fasern, ähnlich wie in der Cuticula der Würmer, ungleich feiner sind. Es handelt sich um Fibrillen, aber nicht um Fibrillenbündel. Der Hauptunterschied liegt nur in jener durchgreifenden Zellenzeichnung. Man überzeugt sich leicht, daß es sich bei der Faserung und Felderung der einzelnen Chitinlamellen um völlig voneinander unabhängige Strukturverhältnisse handelt, und daß die Fibrillen benachbarter Felder sich ohne Unterbrechung durch die mattglänzenden Grenzlinien fortsetzen (Fig. 202). Der optische Effekt beruht daher in letzter Instanz auf einer Verschiedenheit der aufeinander folgenden Segmente jeder einzelnen Chitinfaser, je nachdem dieselben der Fläche oder dem Grenzkontur eines Mosaikfeldchens entsprechen.

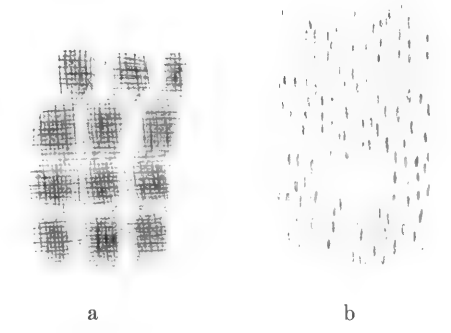


Fig. 202. *Chalconotus cupreus.* a Teil von zwei sich überdeckenden Lamellen der Flügeldecke mit gekreuzter Faserung (Gitterzeichnung) und heller Zwischenzeichnung. b Teil einer einzelnen Lamelle mit kleinen parallelen Spalten zwischen den Fibrillen. (Nach BIEDERMANN.)

Aehnlich wie jede Elementarfibrille einer quergestreiften Muskelfaser aus abwechselnd einfach- und doppelbrechenden Segmenten besteht, ist auch jede Chitinfaser von *Chalconotus* aus abwechselnd stärker und schwächer lichtbrechenden (bzw. einfach und doppelbrechenden) Abschnitten zusammengesetzt und wie dort der Gesamteffekt der Querstreifung auf der regelmäßigen Nebeneinanderlagerung der optisch gleichartigen Teile beruht, so ist auch im vorliegenden Falle die Zellenzeichnung demselben Umstande zuzuschreiben.

Sehr verbreitet, aber in sehr verschiedengradiger Ausbildung finden sich bei Käfern konzentrisch geschichtete Lamellensysteme, deren Struktur in auffallendster Weise an jene der HAVERSschen Systeme der Knochen erinnert. Dieselben gruppieren sich in der Regel um senkrecht die Schichten durchsetzende haarähnliche Chitinzapfen (Fig. 203). Reihenweise den Furchen der Flügeldecken entsprechend finden sich solche konzentrischen Schichtensysteme bei *Rhynchophorus Phoenicis* (Palmenbohrer); dicht aneinander gedrängt, bilden sie fast allein die Flügeldecken des ostafrikanischen *Cybister Owas.* Je zwei unmittelbar aufeinander folgende Schichten eines solchen Systemes unterscheiden sich schon im gewöhnlichen Lichte auf das schärfste voneinander

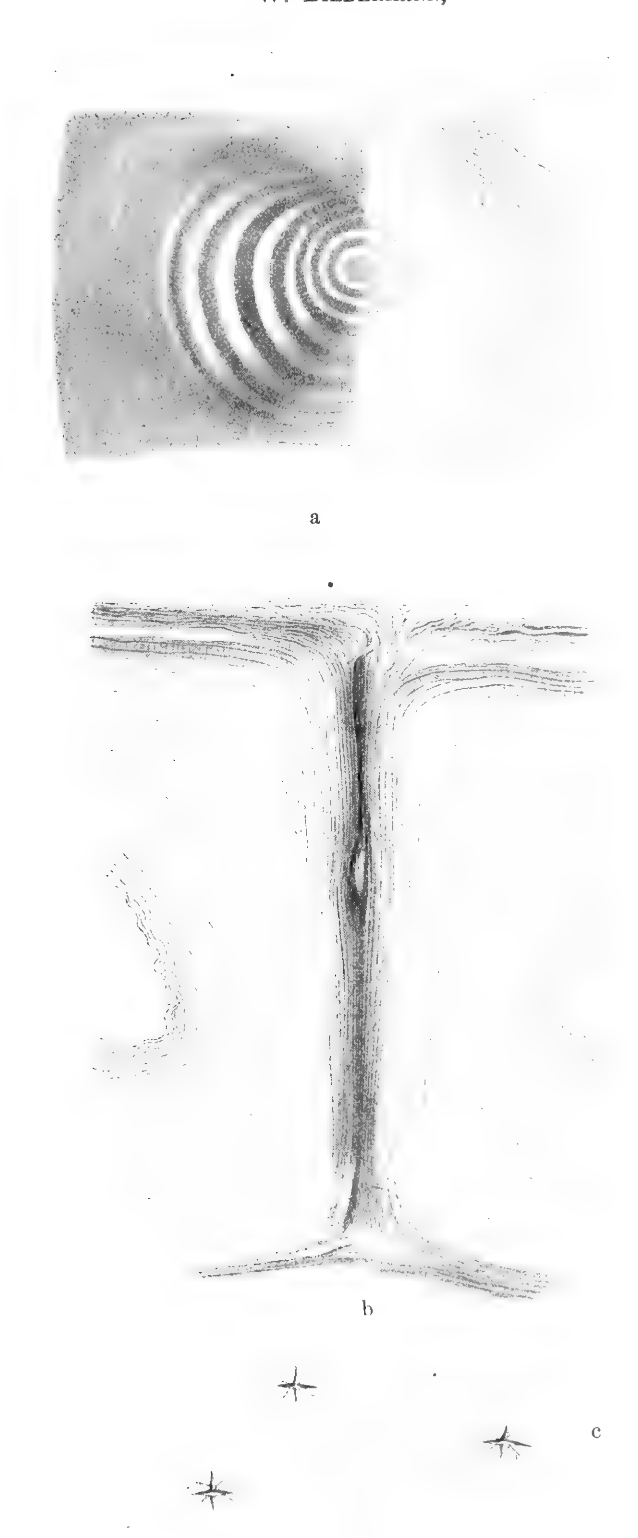


Fig. 203.

Fig. 203. a *Rhynchophorus phoenicis.* Flächenschnitt von einer Furche der Flügeldecke; konzentrisches Lamellensystem im Querschnitt (zur Hälfte zwischen gekreuzten Nicols). b *Cybister Owas.* Teil eines Querschnittes einer Flügeldecke; zwei konzentrische Lamellensysteme. Aehnlicher Bau wie bei HAVERSschen Systemen. c *Rhynchophorus poenicis.* Flächenschnitt durch eine Flügeldecke. Gekreuzte Fibrillen, drei Porenkanäle im Querschnitt gesehen, entstanden durch Ueberlagerung sich kreuzender Spalten. (Nach BIEDERMANN.)

durch ihre verschiedene Struktur. Die einen erscheinen homogen, mattglänzend, die zwischenliegenden dagegen meist radiär gestreift (Fig. 203). Man wird bei Betrachtung eines solchen Präparates sofort an das so charakteristische, nur freilich viel gröbere Bild eines Querschnittes durch Skeletteile der Lamellicornier erinnert, und in der Tat handelt es sich auch in beiden Fällen um die gleichen Strukturverhältnisse. Jedes konzentrische Lamellensystem des *Rhynchophorus* oder *Cybister* wiederholt sozusagen im kleinen Maßstabe den Schichtenbau der zylindrisch gekrümmten Wand eines Hirschkäferhornes. In den anscheinend homogenen Schichten verlaufen die Chitinfasern (Fibrillen) in der Ebene des Schnittes, in den radiär gestreiften sieht man die Querschnitte der gegeneinander abgeplatteten bandförmigen Fibrillenbündel nebeneinander liegen. Im übrigen bestehen die Lamellen des Exoskelettes der beiden zuletzt genannten Käfer, soweit sie horizontal verlaufen, ganz wie bei allen anderen Käfern aus schmalen, parallel zueinander liegenden Fasern, die sich in benachbarten Lamellen annähernd rechtwinklig kreuzen. Sehr instruktiv gestaltet sich bei *Rhynchophorus* das Verhalten der „Porenkanäle". Dieselben liegen innerhalb der zwischen je zwei Reihen von konzentrischen Lamellen befindlichen Flächenbezirke der Flügeldecken sehr weit voneinander entfernt und werden auch hier durch die Uebereinanderlagerung besonderer Spalten erzeugt, welche, wie bei *Oryctes*, in den benachbarten Schichten sich rechtwinklig überkreuzen (Fig. 203c).

Aus den geschilderten Befunden geht, wie ich glaube, ganz klar hervor, daß zwischen dem feineren Bau der „Hauptlage" der cuticularen Skelettbildungen bei Käfern und dem der Wurmhaut (Gordiiden, Lumbriciden, Anneliden u. a.) ein prinzipieller Unterschied nicht besteht. In beiden Fällen handelt es sich um Fasern (Fibrillen), welche zu Lamellen zusammentreten und entweder einzeln verlaufen oder zu mehr oder weniger dicken Bündeln zusammentreten; letzterenfalls kommt es dann (besonders bei Lamellicorniern) oft zu geflechtartigen Bildungen, indem durch Abzweigung von Fibrillen Anastomosen benachbarter Bündel entstehen, die, wenn sie reichlich vorkommen, zur Bildung von Platten führen, deren Längsgliederung sich dann nur noch durch gleichgerichtete schmale Spalten verrät. Als besonders charakteristisch muß der gekreuzte Verlauf der Faserung in je zwei benachbarten Lamellen oder Schichten gelten. Unschwer ergeben sich auch Analogien mit dem Bau der Gastropoden-Schalen, namentlich wenn man die Verhältnisse bei den Lamellicorniern berücksichtigt.

Demgegenüber hat nun neuerdings SERGE KAPZOV (48), ein Schüler BÜTSCHLIs die Ansicht zu begründen versucht, daß „die Cuticula der Insekten, wie kompliziert sie auch sein mag, durchwegs aus einem zusammenhängenden Wabenwerk mit lockeren und dichteren Partien bestehe". Er geht dabei von Beobachtungen an Käfer-Larven aus, deren Cuticula naturgemäß sehr viel dünner ist als die der entwickelten Käfer. Dennoch erscheint die „Hauptlage" auch hier sehr deutlich geschichtet. Betrachtet man ohne Vor-

eingenommenheit die beistehend reproduzierten Abbildungen von Querschnitten durch die dorsale Cuticula einer *Dytiscus*-Larve (Fig. 204 a, b), so springt die Aehnlichkeit mit entsprechenden Präparaten vom fertigen Hirschkäfer auf den ersten Blick ins Auge und man wird unschwer in den großen „Waben" die Querschnitte der „Balken", in den dunkler gehaltenen Zwischenlagen die längsgetroffenen Fasern erkennen. Ich muß auf Grund einer Nachprüfung an demselben Objekt mit der größten Bestimmtheit behaupten, daß ich von einer „Wabenstruktur" niemals auch nur eine Andeutung gesehen habe. Wo der Anschein einer solchen besteht, handelt es sich immer um eine Durchflechtung oder Ueberkreuzung von Fibrillen oder um querdurchschnittene Faserbündel.

Die Voreingenommenheit zu gunsten der Wabenstruktur veranlaßt Kapzov, eine solche auch dort vorauszusetzen, wo das Mikroskop in deutlichster Weise eine Streifung zeigte. So führt er beispielsweise an, daß die Cuticula der Larve des Nashornkäfers „fein gestreift erscheint in einer Richtung, welche bei verschiedener Einstellung wechselt. Außerdem zeigen alle nicht zu dünnen Lamellen Zellenzeichnung, wobei die etwa 2 μ breiten Zellgrenzen bei hoher Einstellung hell erscheinen. Die feine Streifung geht durch diese Zellgrenzen hindurch."

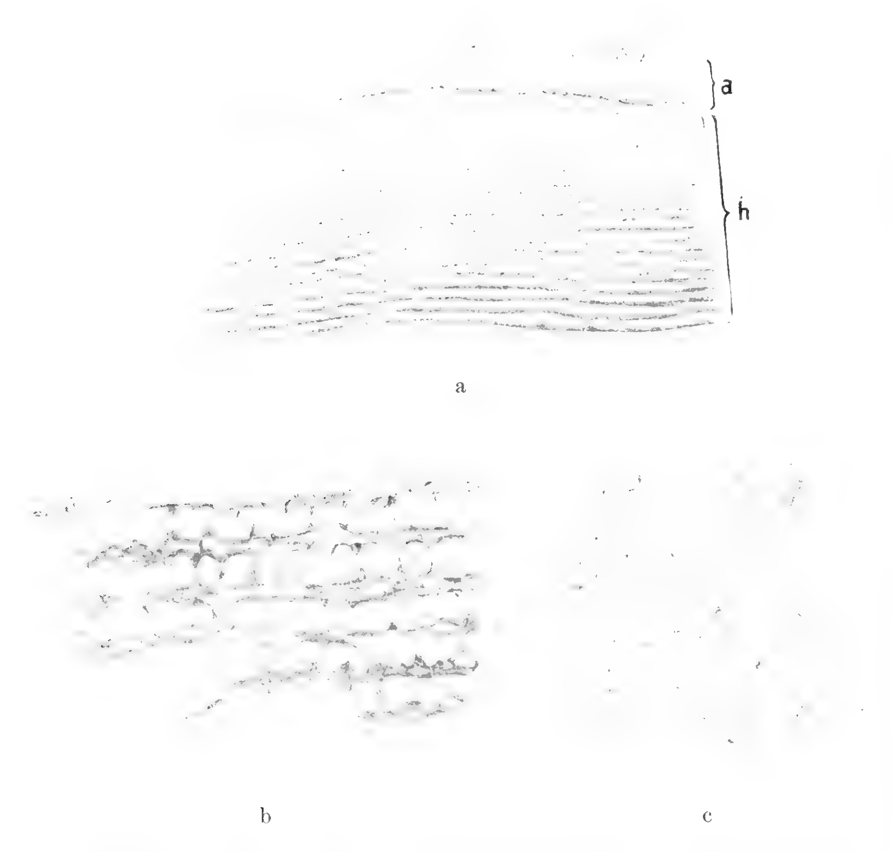


Fig. 204. *Dytiscus* (Larve). Rückenschild, Querschnitt. a Außenlage, h Hauptschicht. b Eine sehr dünne Stelle eines solchen Querschnittes stark vergrößert (Hauptlage). In den dunkleren Schichten ist eine (faserige?) Struktur bemerkbar. c *Oryctes nasicornis* (Larve) sehr dünner Querschnitt durch die Kopfkapsel. (Nach Kapzov.)

Die Anwendung starker Immersionssysteme täuscht ihm aber auch hier „Waben" vor: „Die homogene Immersion (Apochr. 2 mm Zeiß) mit stärkeren Okularen lehrt, daß die feine Streifung nicht so absolut scharf ist, wie sie bei schwacher Vergrößerung erscheint. Man kann nicht Fasern oder Fäserchen auf einige Strecken verfolgen, es sind nur relativ kurze Striche, die in der Gesamtheit das Phänomen der Streifung bewirken. Teilweise ist zu sehen, daß die Streifung durch ein unregelmäßiges Wabenwerk mit in die Länge gezogenen Waben bewirkt wird." Es ist klar, daß alles, was oben bei Besprechung der Wurmcuticula über mögliche Täuschungen gesagt wurde, auch für diesen Fall Anwendung findet. Für ganz verunglückt muß ich auch den Versuch KAPZOVs halten, die sehr deutliche Streifung, welche er an dünnen Lamellen der Larvencaticula von *Dytiscus* beobachtete, auf eine feine Fältelung zu beziehen, wie sie dünne Häutchen unter Umständen annehmen.

Was nun die dicken „Balken" der Hauptlage in der Cuticula der großen Lamellicornier betrifft, so hat sich KAPZOV auch hier bemüht, trotz der in der Längenansicht so deutlichen, übrigens auch von ihm bemerkten Faserung eine wabige Struktur nachzuweisen. Ich habe Bilder, wie er sie beschreibt und darstellt, niemals zu Gesicht bekommen, obschon ich dieselbe Methode (Lufterfüllung durch Austrocknen) anwandte.

KAPZOV würde sich, glaube ich, viele Mühe erspart haben, wenn er eine Untersuchungsmethode in Anwendung gezogen hätte, welche, wie in anderen Fällen, so auch hier, die feinere Struktur in untrüglicher Weise zu enthüllen vermag. Die gänzliche Nichtbeachtung derselben ist um so auffallender, als ich seinerzeit bereits mit allem Nachdruck auf ihre Bedeutung gerade auch für die Erforschung der Chitincuticula der Arthropoden hingewiesen habe.

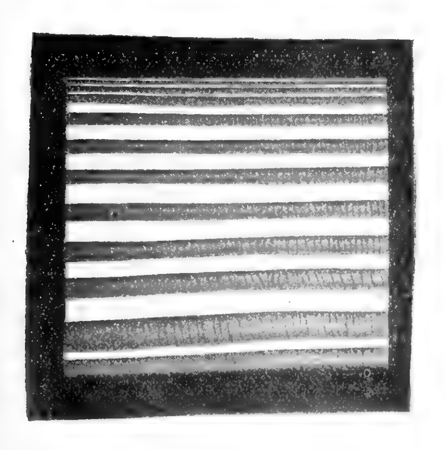
Wie ich in meiner schon mehrfach zitierten Arbeit gezeigt habe, gleicht das optische Verhalten des Chitins (speziell der Käfercuticula) in auffallender Weise dem des fibrillären Bindegewebes und der pflanzlichen Zellhaut. Von früheren einschlägigen Erfahrungen wäre, abgesehen von einigen ganz unbestimmten Angaben VALENTINS (126a), nur an eine Bemerkung v. EBNERS (23b) zu erinnern, daß man „an Chitinhäuten der Insekten, welche keine kompliziertere Struktur besitzen, in der Regel negative Doppelbrechung an Falten und Querschnitten, mit Beziehung auf die Flächennormale als Achse, findet, während die reine Flächenansicht fast neutral oder nur schwach doppelbrechend wirkt". Nachdem bereits BREWSTER und ERLACH die Doppelbrechung gewisser bindegewebiger Gebilde, wie besonders der Sehnen beobachtet hatten, stellte WILH. MÜLLER (vergl. später) ausgedehntere Untersuchungen hierüber an und schloß aus dem Umstande, daß Querschnitte von Sehnen, die genau senkrecht zur Fibrillenachse geführt wurden, in allen Azimuten dunkel bleiben, daß die Fibrillen positiv einachsig doppelbrechend sind und daß die optische Achse der Richtung der Fibrillen entspricht. Untersucht man, worüber später noch ausführlicher zu handeln sein wird, zwischen gekreuzten Nicols, so erscheinen sie helleuchtend in allen Lagen, außer wenn die Achse der Fibrillen mit den Polarisationsebenen der Nicols zusammenfällt. Genau dasselbe Verhalten wie dünne Sehnenbündel zeigen nun zwischen gekreuzten Nicols auch die Fasern (Fibrillenbündel, Balken) des Hirschkäferpanzers. Hat man solche in einschichtiger Lage oder ganz isoliert vor sich, so erscheinen sie

im dunklen Gesichtsfeld des Polarisationsmikroskopes helleuchtend, wenn ihre Längsachse mit den Polarisationsebenen der Nicols einen Winkel von 45° bildet, dagegen völlig dunkel, wenn sie denselben parallel verlaufen. Durch Einschaltung eines Gipsplättchens (Rot I. Ordnung) läßt sich ferner auch leicht die Lage der Elastizitätsachsen ermitteln. Man findet auch hier ein ganz gleiches Verhalten, wie bei Sehnenfasern: die längere Achse der Elastizitätsellipse entspricht der Längsrichtung der Fasern resp. Chitinbalken. Höchst charakteristisch gestaltet sich daher infolge der erwähnten optischen Eigenschaften der Strukturelemente des Chitins im gegebenen Falle auch das Bild von dünnen Querschnitten zwischen gekreuzten Nicols, wenn dieselben so geführt wurden, daß die Faserung je zweier benachbarter Schichten rein längs- und quergetroffen wurde (Fig. 205). Bei entsprechender Lagerung erscheinen dann diejenigen Schichten, welche Reihen querdurchschnittener Fasern (Balken) entsprechen, dunkel und bleiben es auch bei Drehung des Objekttisches, während die zwischenliegenden Schichten, deren Faserrichtung in die Ebene des Objekttisches fällt, immer dann helleuchtend hervortreten, wenn sie mit den Polarisationsebenen der Nicols einen Winkel von 45° bilden. Denkt man sich daher den Querschnitt einer Chitinröhre, deren Wand aus übereinander gelagerten Schichten von Chitinfasern besteht, die sich abwechselnd rechtwinklig kreuzen, indem sie einmal parallel der Längsachse des Rohres, anderenfalls aber kreisförmig gebogen in Ebenen verlaufen, welche die Röhrenachse rechtwinklig schneiden, wie es annähernd im Horn des Hirschkäfers der Fall ist, so wird ein solcher Chitinring im dunklen Gesichtsfeld des Polarisationsmikroskopes ein ganz ähnliches Bild geben, wie etwa ein Haverssches Lamellensystem eines Knochens (oder der Durchschnitt einer stärker verdickten Pflanzenzellmembran) (vgl. Fig. 203 a). Während die den Querschnitten der Fasern (Balken) entsprechenden Schichten allerorts dunkel erscheinen, leuchten die anderen dort, wo die Tangente des Ringes unter ± 45° geneigt liegt, am hellsten auf, erscheinen aber dort schwarz, wo die Tangente unter 0 und 90° orientiert ist. Diese teilweisen hellen Ringe, in welchen die Chitinfasern in der Ebene des Ringes verlaufen, zeigen sich daher, als Ganzes betrachtet, durchzogen von einem dunklen Kreuz, dessen Arme unter 0 und 90° orientiert sind. Es mag nicht unerwähnt bleiben, daß an etwas dickeren Querschnitten des Hirschkäferhornes die längsgefaserten Schichten bei entsprechender Lage des Präparates zwischen gekreuzten Nicols nicht gleich hell erscheinen. Der Grund dieses Verhaltens liegt, wie man bald findet, darin, daß, wie schon erwähnt wurde, in einer und derselben Lamelle die Verlaufsrichtung der Chitinbalken (Fasern) in der Richtung der Achse des Hornes vielfach wechselt, so daß, wenn der Schnitt nicht sehr dünn ist, stellenweise quergetroffene Fasern unter oder über solchen liegen, die in der Ebene des Schnittes verlaufen. Da die ersteren nun stets dunkel bleiben, so vermindern sie natürlich die Helligkeit der letzteren um so mehr, je mehr sie an Masse überwiegen.

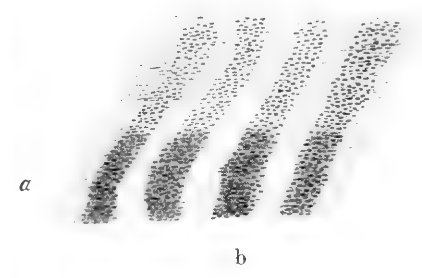
In schönster Weise treten die geschilderten Erscheinungen an den konzentrischen Lamellensystemen von *Rhynchophorus Phoenicis* und *Cybister Owas* hervor. Alle jene in sich selbst zurücklaufenden Lamellen, in welchen die Fibrillen senkrecht

zur Achse durchschnitten sind, erscheinen zwischen gekreuzten Nicols bei jeder Lage des Präparates dunkel, während die parallel der Faserung getroffenen Schichten hell aufleuchten und nur von einem schwarzen Kreuz durchzogen werden, dessen Schenkel in die Richtung der beiden Polarisationsebenen fallen (Fig. 203a).

Alle diese Erscheinungen sind mit der Wabenlehre kaum zu vereinen. „Bestände, wie v. EBNER (23) bemerkt, der Querschnitt eines Fibrillenbündels aus Wabenwänden, so wäre schwer zu begreifen, daß derselbe auch bei den stärksten Vergrößerungen unter dem polarisierenden Mikroskop gleichmäßig neutral erscheint.“ Gerade wenn man, wie BÜTSCHLI geneigt scheint, Spannungen für die Erscheinungen der Doppelbrechung an organisierten Gebilden heranzieht, müßte man wohl erwarten, daß die senkrecht durchschnittenen Wabenwände auch am Querschnitt Erscheinungen der Doppelbrechung und zwar eine negative in Beziehung auf die Normalen der Wabenwände erkennen ließen (v. EBNER).




a



b

Fig. 205. a *Lucanus cervus*. Querschnitt durch das Horn zwischen gekreuzten Nicols. b (Larve) Flächenschnitt des Oberkiefers, bei *a* zwischen gekreuzten Nicols deutlich fibrilläre Struktur. Die einzelnen Fibrillen in hellere und dunklere, einfach und doppeltbrechende Segmente geteilt. (Nach BIEDERMANN.)

Das optische Verhalten der Chitinlamellen von *Oryctes* stimmt in allen wesentlichen Punkten mit dem entsprechender Präparate vom Hirschkäfer überein. Besondere Erwähnung verdienen jedoch gewisse haarähnliche, das Schichtensystem der Flügeldecken senkrecht durchsetzende Gebilde, die auf Flächenschnitten als runde braun gefärbte Flecken hervortreten. Entsprechend ihrer konzentrischen Schichtung bilden auch sie (wie etwa die Porenkanäle in einer Pflanzenzellmembran) den Mittelpunkt eines dunklen Kreuzes, deren Schenkel meist etwas verzogen erscheinen (Fig. 206).

Hat man eine aus nur zwei Faserlagen bestehende Lamelle vor sich, so erscheint sie zwischen gekreuzten Nicols in jeder Lage dunkel, da sich die Fasern annähernd rechtwinklig überkreuzen. Es wird so verständlich, daß Flächenschnitte (wie Flächenansichten der meisten pflanzlichen Zellhäute) im allgemeinen nur sehr schwache Polarisationserscheinungen zeigen, wenn es sich nicht um eine einzige Faserlage handelt.

Während die Chitinfasern (resp. Faserbündel) in den erwähnten Fällen sich in ihrer ganzen Länge optisch gleichartig verhalten, zeigen sie bei anderen Käfern ähnlich wie quergestreifte Muskelfibrillen einen regelmäßigen Wechsel isotroper und anisotroper (bzw. stärker und schwächer brechender) Segmente, und wie dort der Gesamteffekt der Querstreifung auf der Nebeneinanderlagerung der optisch gleichartigen Teile beruht, so ist bei *Chalconotus* die schon früher erwähnte Zellenzeichnung der Chitinlamellen dem gleichen Umstande zuzuschreiben. Bei der großen Feinheit der Fibrillen ist es begreiflich, daß die Polarisationserscheinungen an einer ganz isolierten dünnen Lamelle aus den Flügeldecken des genannten Käfers an sich wenig auffallend sind. Gleichwohl erscheint bei geeigneter Lage eines solchen Präparates zwischen den gekreuzten Nicols, wobei die Faserrichtung natürlich einen Winkel von 45^0 mit den Polarisationsebenen bilden muß, nicht die ganze Fläche, soweit sie von den Fibrillen erfüllt wird, gleichmäßig leuchtend, (wie es unter gleichen Umständen bei Lamellicorniern der Fall ist), sondern nur an jenen Stellen, welche den breiten Konturlinien der Zellenzeichnung entsprechen.

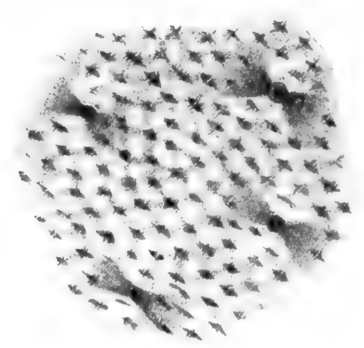


Fig. 206. *Oryctes nasicornis.* Flächenschnitt durch die Flügeldecken zwischen gekreuzten Nicols. (Nach Biedermann.)

Da, wie schon erwähnt wurde, die Chitinfasern in jeder Einzelschicht die Zellgrenzen durchsetzen, so muß aus dem Umstande, daß die Flächenräume der Feldchen, die von jenen eingerahmt werden, bei jeder Lage des Präparates zwischen gekreuzten Nicols dunkel bleiben, während die Konturen selbst bei Drehung des Objekttisches viermal hell und viermal dunkel erscheinen, notwendig der Schluß gezogen werden, daß der Gliederung jeder Einzelfibrille in stärker und schwächer brechende Segmente zugleich auch Unterschiede im Vermögen der Doppelbrechung entsprechen. Soweit eine Fibrille an der Bildung der Zellgrenzen beteiligt ist, erscheint sie anisotrop, soweit sie die umschlossenen Flächen der Mosaikfeldchen durchzieht, dagegen isotrop. Einer ähnlichen Struktur der Chitinfibrillen begegnet man auch im Oberkiefer der Larve des Hirschkäfers (Fig. 205 b).

Etwas Aehnliches beschreibt Niels Holmgren (l. c.) an den Fasern oder Fibrillen, welche die Borsten von Anneliden zusammensetzen. Nach Schepotieff (l. c.), welcher unter Bütschlis Leitung die feinere Struktur der Borsten untersuchte, hätte man denselben allerdings auch wieder einen wabigen Bau zuzuschreiben. Er unterscheidet in der Längenansicht neben der Längsstreifung abwechselnd helle und dunkle Querstreifen. Durch Austrocknen, schwaches Erhitzen im trockenen Zu-

stande, sowie durch Anwendung von Mazerationsmitteln soll an den Borsten ein alveolärer Bau nachzuweisen sein, indem eine große Menge gaserfüllter Hohlräumchen hervortreten, die in parallelen Reihen (Bläschenketten) angeordnet liegen. „Meistens findet sich neben den Längsreihen von Bläschen noch eine Anordnung der gaserfüllten Räumchen mehr oder weniger senkrecht zur Längsachse der Borste.“ So erklärt er das Alternieren heller und dunkler Querstreifen. NIELS HOLMGREN führt diese Befunde auf die angewandten Methoden zurück. Er findet die zentrale Partie jeder Borste aus feinen homogenen Fibrillen zusammengesetzt, welche durch eine Kittsubstanz verbunden sind. Die hellen und dunklen Querstreifen führt er auf eine Periodizität in der Tätigkeit der Bildungszelle zurück, wobei abwechselnd stärker und schwächer brechende Substanz gebildet wird, ohne daß die Kontinuität der Fibrillen unterbrochen wird. Leider fehlen Angaben über das Verhalten im polarisierten Lichte. Doch darf man wohl auch hier ein entsprechendes Verhalten wie in den vorerwähnten Fällen vermuten.

Wenn ich auf Grund der geschilderten Befunde mit aller Entschiedenheit daran festhalten muß, daß typische Faser- oder richtiger Fibrillenstrukturen an Cuticularbildungen von Insekten in weitester Verbreitung vorkommen, so will ich damit in keiner Weise in Abrede stellen, daß es auch wabige Chitinstrukturen im Sinne von BÜTSCHLI gibt und es soll von solchen noch später die Rede sein. Ebensowenig ist in Abrede zu stellen, daß, namentlich in ganz dünnen Cuticularschichten, sich mit unseren derzeitigen Mitteln eine sichtbare Struktur überhaupt nicht nachweisen läßt, daß also auch homogenes Chitin vorkommt. So vermochte PLOTNIKOW (93) an den von ihm untersuchten Insektencuticulae einen wabigen Bau nicht zu erkennen, vermißte aber auch beispielsweise an der Cuticula der Puppe von *Papilio podalirius* jede Spur einer Faserstruktur.

BÜTSCHLI selbst ist zu der von ihm vertretenen Auffassung der Chitinstruktur hauptsächlich durch Untersuchungen am Crustaceenpanzer gekommen, einem Objekt, das wegen der Feinheit der Fibrillen gerade am wenigsten geeignet erscheint, bemerkt er doch selbst, „daß der Decapodenpanzer (*Astacus*) sich nicht gerade besonders dazu eignet, die prinzipiellen feineren Strukturverhältnisse der Chitinhäute zu ermitteln, da die Struktur sich als sehr kompliziert erweist und dem Studium daher Schwierigkeiten bereitet, die an einfacheren dünnen Chitinmembranen kaum vorkommen werden“. Alle älteren Autoren bis auf LEYDIG zu Anfang der 50er Jahre haben den Chitinpanzer der Crustaceen wie jenen der Insekten mit der Epidermis der Wirbeltiere verglichen. Die in der Regel sehr deutliche zellenähnliche Zeichnung auf der Oberfläche bewog zu der Annahme, er sei aus „Zellen“ zusammengesetzt, die nach Art der Elemente der Epidermis der Wirbeltiere „verhornt“ seien. Erst HUXLEY, LEYDIG (72), HAECKEL (37) und KÖLLIKER (51) haben seine Natur als Cuticularbildung endgültig festgestellt. Nach LEYDIG besteht der harte (verkalkte) Panzer des Flußkrebses aus einem System übereinander geschichteter an sich „homogener“ Lamellen, welche von zahllosen vertikalen Kanälchen durchsetzt erscheinen, die nach VALENTIN (126) mit Kalk erfüllt sein sollten. Sicher sind sie am trockenen Panzer mit Luft erfüllt. Dennoch will TULLBERG (125) die vertikale Streifung an Querschnitten frischer nicht getrockneter Schalen nicht auf Kanälchen bezogen wissen, sondern vielmehr auf durchtretende Fasern, die aber „vielleicht selbst hohl“ seien. TULLBERG läßt dieselben durch eine ganz homogene Zwischensubstanz verkittet sein, die in Form dünner, horizontal übereinander geschichteter Lamellen angeordnet sei, die sich beim Kochen mit Königswasser leicht voneinander ablösen lassen und dann an Stellen, wo die senkrecht durchtretenden Fasern herausgezogen sind, diesen entsprechend von kleinen Löchern durchbohrt erscheinen. In bezug auf die unbestreitbare Tatsache, daß an trockenen Querschnitten lufterfüllte Porenkanälchen vorhanden sind, hält es TULLBERG nicht für unwahrscheinlich, „daß sie beim Trocknen der Schale entstehen, in-

dem die Fasern und die Zwischensubstanz sich ungleich zusammenziehen und daher zum Teil voneinander trennen" (l. c.). Auch NATHUSIUS V. KÖNIGSBORN (81), dem wir eine meiner Meinung nach dem wirklichen Verhalten am meisten entsprechende Schilderung der feineren Struktur des Panzers von *Platycarcinus, Pagurus, Homarus* und *Astacus* verdanken, betrachtet die Porenkanälchen nicht als einfache lufterfüllte Gänge in einer homogenen, geschichteten Grundsubstanz, sondern schiebt ihnen eine besondere, von der Umgebung verschiedene Wand zu. Er sah (wie TULLBERG) bei *Platycarcinus* an entkalkten und mit NaOH-Lauge gekochten Querschnitten beim Durchreißen in der Richtung der lamellären Schichtung, nach Zusatz von Essigsäure, den Riß mit zarten, blassen Fasern besetzt, die ziemlich weit über den Rand vorragten. V. NATHUSIUS läßt es unentschieden, ob es sich hier einfach um hohle Röhrchen handelt oder ob dieselben „ein zartes nicht erkennbares Gewebe enthalten, welches die Ausbreitung der Luft erschwert". (Letzteres wäre in der Tat nach BÜTSCHLI der Fall.) V. NATHUSIUS schreibt nun auch den einzelnen, übereinander geschichteten Lamellen noch eine besondere Struktur zu, und zwar sollen sie, abgesehen von der feinen Punktierung, die sie infolge der durchbohrenden Röhrchen oder Fasern (BÜTSCHLIS „Säulchen") zeigen, auch in ihrer Flächenrichtung verlaufende Fasern erkennen lassen. Besonders deutlich fand er diese Struktur an dünnen, mit der Pinzette abgezogenen, entkalkten Lamellen aus den inneren Schichten einer Schwanzschuppe vom Hummer (Fig. 207). In benachbarten Schichten erscheint die Faserung oft gekreuzt. V. NATHUSIUS empfiehlt besonders auch *Astacus* zur Demonstration der fibrillären Beschaffenheit der übereinander liegenden Lamellen, welche die Schichtung des Panzers bestimmen. Es muß übrigens ausdrücklich betont werden, daß schon viel früher C. SCHMIDT (107) gefunden hat, daß in dem entfärbten Chitinskelett des Brustpanzers vom Flußkrebs, welchen man nach Entkalkung und Mazeration in heißer Kalilauge erhält, mit Hilfe des Mikroskopes „zahlreiche durcheinander gewebte Längs- und Querfaserschichten" zu unterscheiden sind.



Fig. 207. Hummerpanzer. Aus einem trockenen Präparat einer mit der Pinzette abgezogenen und mit Essigsäure entkalkten Lamelle der inneren Schichten. Die nur in der Mitte angegebenen Perforationen stehen stets in den Kreuzungspunkten der dunklen Linien, welche die Grenzen der Fasern, aus welchen die Membran geschichtet ist, bezeichnen. (Nach NATHUSIUS V. KÖNIGSBORN.)

Einer besonderen Besprechung bedürfen noch die recht schwer verständlichen Angaben von BÜTSCHLI (11).

Nach BÜTSCHLI besteht der Krebspanzer aus vier verschiedenen Schichtenfolgen. Unter der ersten oder „Außenlage" („Cuticula" VITZOU; „Epidermis" V. NATHUSIUS, LAVALLE; „Pellicula" WILLIAMSON), die dünn und anscheinend strukturlos erscheint, liegt eine zweite viel dickere „Pigmentlage" („Pigmentschicht" VITZOU, LAVALLE; „Zellschicht" CARPENTER; „Wabenschicht" V. NATHUSIUS).

Als dritte und stärkste folgt eine nicht pigmentierte aus dickeren Schichten zusammengesetzte Lage („Hauptlage" BÜTSCHLI; „couche dermique" LAVALLE; „corium calcified" WILLIAMSON; „mittlere Panzerschicht" V. NATHUSIUS; „innere

Schicht" TULLBERG; „couche calcifiée" VITZOU). Als „Innenlage" trennt BÜTSCHLI mit TULLBERG, VITZOU und WILLIAMSON die von anderen zur dritten Lage gerechnete feingeschichtete innerste Lage von der vorigen ab und beschreibt andererseits als fünfte äußerste Lage oder Grenzhäutchen eine äußerst dünne Außenschicht, die auf Schnitten des entkalkten Panzers durch das stärkere Brechungsvermögen und die intensive Färbbarkeit deutlich hervorsticht. Bemerkenswerterweise scheint das Grenzhäutchen nicht aus Chitin zu bestehen, denn es löst sich nicht in rauchender (37-proz.) HCl. Derart völlig isolierte Grenzhäutchen zeigen von der Fläche eine schöne polygonale Zellenzeichnung, deren Felder eine deutliche Wabenstruktur erkennen lassen. Die kompliziertesten Verhältnisse zeigt die Hauptlage, deren zahlreiche Schichten von außen nach innen immer dünner werden.

Untersucht man einen möglichst dünnen Schliff durch die Hauptlage der nicht entkalkten Schere in geschmolzenem Kanadabalsam, so sieht man stellenweise sehr gut die lufterfüllten, die Schichten senkrecht und ununterbrochen durchsetzenden Porenkanälchen, welche meist wellenförmig geschlängelt erscheinen (Fig. 208) eigentlich aber schraubenförmig verlaufen. Nach der Ansicht der meisten früheren Autoren sollen nun diese Kanälchen in einer strukturlosen oder eventuell feinfaserigen Grundsubstanz verlaufen. BÜTSCHLI will sich jedoch auf das sicherste überzeugt haben, daß die Zwischensubstanz der Kanälchen aus lauter dichtgedrängten Hohlräumchen besteht, d. h. einen deutlich wabigen Charakter besitzen. Meist liegt zwischen je zwei Kanälchen („Säulchen" BÜTSCHLI) nur eine einzige Reihe solcher Waben. Die Bezeichnung „Säulchen" für die früher als Porenkanäle aufgefaßten Bildungen ist gewählt worden, weil dieselben nach BÜTSCHLI keineswegs, wie es vielfach den Anschein hat, einfache hohle Kanäle sind, sondern gleichfalls im Innern eine feinwabige Struktur erkennen lassen (Fig. 209 B, C).

BÜTSCHLI fand diese Ansicht auch bei der Untersuchung von Flächenschnitten durch die entkalkte Hauptschicht bestätigt. An diesen sowohl, wie an Flächenschliffen erscheinen die „Säulchen", wenn lufterfüllt, bei hoher Einstellung als tief dunkle, kreisrunde Querschnitte eingelagert in eine helle Grundsubstanz. An manchen Stellen sind die Querschnitte der Säulchen polygonal oder spindelförmig. An besonders günstigen Stellen von entkalkten Flächenschnitten soll die feinwabige Struktur des die „Säulchen" umgrenzenden anastomosierenden Balkenwerkes, wie auch jene der Säulchen selbst auf das bestimmteste hervortreten (Fig. 209 B, C). Im Zentrum der querdurchschnittenen Säulchen erkannte BÜTSCHLI an vielen Stellen einen dunklen Punkt, den er für den Querschnitt einer durch das Säulchen schraubenförmig aufsteigenden Faser hält, von der feinste blasse Bälkchen zur Säulchenwand ziehen. Was nun den Bau der im Querschnitt des Panzers sichtbaren Schichten betrifft, so soll nach BÜTSCHLI jede einzelne „aus senkrecht und parallel geordneten, länglichen ‚Stücken' (vgl. Fig. 209 A) von schwach bogigem Verlauf und recht wechselnder Dicke aufgebaut sein". „Diese Stücke durchsetzen entweder die ganze Dicke der Schicht, enden jedoch in der Grenzregion beiderseits abgerundet oder zugespitzt, oder es sind in der Dicke der Schicht mehrere derartige Stücke übereinander gereiht." „Zwischen den ‚Stücken' bleiben hellere, wellig geschlängelte Zwischenräume, in welchen man leicht die Säulchen wiedererkennt; hieraus ergibt sich mit Bestimmtheit, daß die dunkleren ‚Stücke' dem Balkenwerk der Flächenschnitte entsprechen müssen." An günstigen dünnen Querschnitten will nun BÜTSCHLI gesehen haben — und die mitgeteilten Mikrophotogramme (l. c. Taf. 27, Fig. 4 u. 5) können in der Tat wohl zu solcher Annahme verführen — „daß die bogigen Stücke feinwabig strukturiert und durchschnittlich 1—3 Wabenreihen dick sind; die Grenzregion je zweier Schichten wird immer von einer feinfaserigen Zone gebildet, deren Faserung entlang der Grenzfläche streicht. Diese Fasern bilden sich teils durch eine Aufsplitterung der ‚Stücke' der Zwischensubstanz, teils aber auch durch eine Auflösung der Zentralfasern."

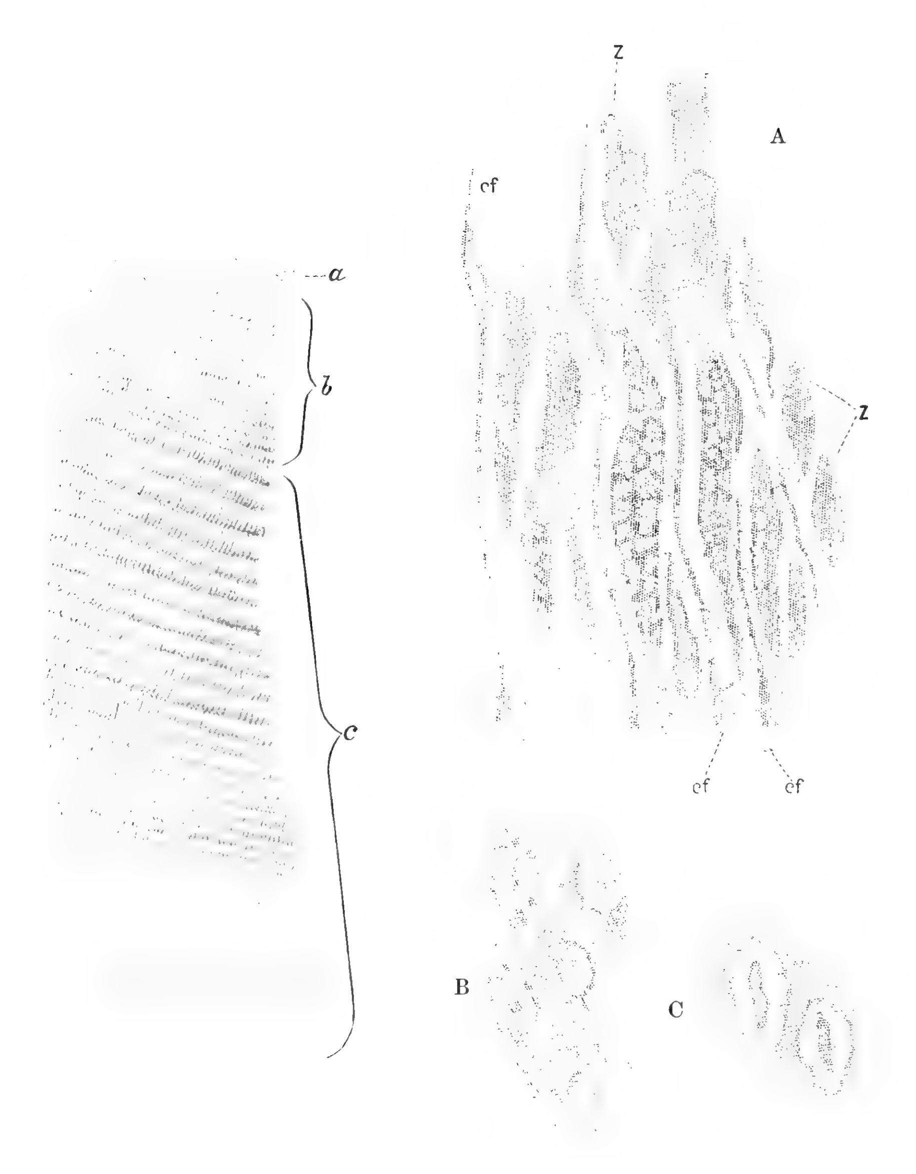


Fig. 208. Fig. 209.

Fig. 208. Hummer. Vertikalschnitt durch den entkalkten Brustpanzer. *a* äußere Schicht, *b* mittlere Schicht, *c* innere Schicht. (Nach Tullberg.)

Fig. 209. *Astacus fluviatilis*. A Chitinpanzer (Hauptlage). Querschnitt stark mit Eisenhämatoxylin gefärbt und im Wasser untersucht. Kleine Partie, etwa eine Schichte umgreifend mit den beiden anstoßenden Grenzgebieten, *cf* die Zentralfasern der „Säulchen", *z* die sogenannten „Stücke" der Zwischensubstanz. B und C Feine Flächenschliffe durch die Hauptlage. Querschnitte von „Säulchen". (Nach Bütschli.)

Für jeden, dem die nach meiner Ueberzeugung ganz analogen, nur viel gröberen Strukturverhältnisse der „Hauptlage“ der Käfercuticula sowie der Gastropodenschalen bekannt sind, wird es keinen Augenblick zweifelhaft sein, daß die „Stücke“ BÜTSCHLIs gar nichts weiter, sind als die Quer- resp. Schrägschnitte von Bündeln feiner Fibrillen, die ihrerseits wieder aus Bündeln zweiter Ordnung aufgebaut sind, wie es ja auch am Querschnitt des Halsschildes von *Dynastes Hercules* an den entsprechenden Schichten allerdings in größtem Maßstabe so schön zu sehen ist (vgl. Fig. 201). Bei der Feinheit der Strukturen am Krebspanzer wird das scheinbar wabige Aussehen der „Stücke“ leicht verständlich. Daß die Grenzregion je zweier aus „Stücken“ bestehender Lagen, „deren Faserung entlang der Grenzfläche streicht“, eben nur die längsgetroffenen Schichtenfolgen darstellen, die sich von jenen nicht strukturell, sondern nur durch den Faserverlauf unterscheiden, leuchtet ohne weiteres ein. Was aber die „Säulchen“ BÜTSCHLIs betrifft, so bietet *Dynastes* auch für sie ein vollkommenes Analogon, indem hier die Porenkanäle des Panzers von längs (d. h. senkrecht zur Fläche des Panzers) verlaufenden Fasern ausgefüllt werden (vgl. Fig. 201 b).

Viel geeigneter als *Astacus* fand ich für die Untersuchung der Panzerstruktur *Squilla mantis*. Das Exoskelett ist hier verhältnismäßig dünn, durchscheinend, wenig verkalkt und zeigt, in Kalilauge mazeriert, die fibrilläre Struktur auf das deutlichste.





Fig. 210. *Squilla mantis*. Teile einer abgezogenen Lamelle mit deutlicher Faserung. (Nach BIEDERMANN.)

Untersucht man eine hinreichend dünne Lamelle des *Squilla*-Panzers bei mittlerer Vergrößerung (etwa Zeiss D), so treten infolge der großen Durchsichtigkeit und der Feinheit der in Betracht kommenden Strukturverhältnisse diese letzteren auch bei Anwendung von Wasser als Zusatzflüssigkeit nicht immer oder wenigstens nicht an allen Stellen mit hinreichender Deutlichkeit hervor. Bessere Resultate erzielt man schon nach vorgängiger Färbung mit Eisenhämatoxylin, das auch BÜTSCHLI vielfach anwandte. Weitaus am deutlichsten lassen sich die zarten Strukturen jedoch an Präparaten erkennen, welche unter dem Deckglas eintrockneten, wobei sich alle vorhandenen Hohlräume mit Luft füllen und eben dadurch wie etwa die Knochenkörperchen überaus deutlich hervortreten (Fig. 210 a, b).

Ich glaube, daß jeder, der auch nur einen flüchtigen Blick auf ein derartiges Präparat geworfen hat, an dem Vorhandensein einer echten fibrillären Struktur des Chitins im vorliegenden Falle nicht zweifeln wird. Das, was vor allem in die Augen fällt, ist eine sehr feine parallele Streifung, welche nicht nur in je zwei sich überdeckenden Lamellen unter wechselnden Winkeln gekreuzt verläuft, sondern auch an verschiedenen Stellen einer und derselben Elementarschicht keineswegs immer dieselbe Richtung beibehält. Sehr häufig verlaufen die Fasern bogenförmig gekrümmt. Ein zweites wesentliches Strukturelement ist in einer gleichmäßig über die ganze Fläche der Lamellen verbreiteten feinen Stichelung gegeben, welche dadurch zustande kommt, daß genau so wie bei *Chalconotus* die feinsten Chitinfibrillen zu dickeren, wenngleich im vorliegenden Falle bei *Squilla* immer noch recht feinen Bündeln oder Bälkchen zusammengefaßt sind, die unter Bildung reichlicher spitzwinkliger Anastomosen, welche in ziemlich gleichmäßigen Abständen voneinander liegen, kurze linsenförmige Spalten zwischen sich frei lassen, die sich beim Trocknen der Chitinhäutchen mit Luft füllen. Ich muß betonen, daß man wirklich beweisende und eindeutige Bilder nur dann erhält, wenn man an günstigen Stellen der Präparate Gelegenheit hat, auf die Ebene einer einzelnen völlig isolierten Elementarlamelle senkrecht herabzublicken. Liegen deren, wie an den meisten Stellen, mehrere übereinander, so wird es oft recht schwer die sehr wechselnden Bilder zu deuten. Es macht bisweilen den Eindruck, als ob schräg oder schraubenförmig verlaufende Kanälchen die ganze Dicke eines solchen Lamellensystemes durchsetzten. Beim langsamen Senken des Tubus drehen sich nämlich die Spaltbilder um Achsen, welche senkrecht auf die Fläche des Präparates durch ihre Mittelpunkte verlaufen. Die Erscheinung hat offenbar denselben Grund, wie die völlig entsprechende Veränderung in der Lage der nur sehr viel größeren Spaltbilder bei *Oryctes nasicornis,* wenn man sukzessive auf verschiedene Ebenen eines Schichtensystemes einstellt. Wie hier finden sich auch bei *Squilla* Stellen, wo die Faserung resp. die Spaltrichtung in benachbarten Lamellen annähernd rechtwinklig gekreuzt verläuft. Dann erscheint die Fläche übersät mit kleinen, bei hoher Einstellung dunklen, bei tiefer hellen Kreuzchen, deren Schenkel je zwei sich in der Mitte überschneidenden Spalten entsprechen.

In allen wesentlichen Punkten stimmt nun auch der feinere Bau des Chitinpanzers von *Astacus* mit dem eben geschilderten von *Squilla* überein. Nur sind die Fibrillen hier noch feiner, die Spalten zwischen denselben noch enger und kleiner als dort. Gleichwohl gelingt es durch vorsichtiges Abziehen dünnster Lamellen von vorher in Kalilauge mazerierten Skelettstücken Präparate zu gewinnen, welche ebenso klare und überzeugende Bilder geben wie bei *Squilla.* Namentlich die dorsalen Hälften der Hinterleibsringe fand ich hierzu sehr geeignet. Fast jedes derartige Präparat läßt auf das deutlichste eine polygonale Felderung (Zellenzeichnung) erkennen von ganz ähnlicher Art, wie sie bei *Chalconotus* beschrieben wurde. Die einzelnen Feldchen sind eingerahmt von ziemlich breiten, durch etwas stärkeres Lichtbrechungsvermögen ausgezeichneten Konturen, die um so deutlicher hervortreten, als sie von Porenkanälchen (Spalten) frei bleiben. Daß es sich hier wieder um Abdrücke der chitinogenen Zellschicht handelt, kann nicht bezweifelt werden, und wird ihr Zustandekommen unter Berücksichtigung der fibrillären Struktur ganz in gleicher Weise aufzufassen sein, wie bei *Chalconotus.*

Wenden wir uns nun zur Untersuchung von feinen Querschnitten des Crustaceenpanzers, zu deren Herstellung am besten dickere Skeletteile verwendet werden (Scheren). Die wirkliche Struktur solcher Querschnitte erscheint in den bisherigen Abbildungen (auch die besten von Nathusius und Tullberg nicht ausgenommen) nur in einer sehr unvollkommenen Weise wiedergegeben, und gerade das, worauf

es hauptsächlich ankommt, erscheint nicht einmal angedeutet. Fast immer begnügte man sich, die Schichtung durch eine Aufeinanderfolge ziemlich breiter, abwechselnd dunkler und heller Horizontalstreifen anzudeuten, welche nun von den senkrecht aufsteigenden Porenkanälchen durchsetzt werden. Von einer feineren Struktur der dunklen und hellen Schichtenquerschnitte selbst spricht nur Bütschli und hat dieselbe auch durch beigegebene Photogramme und schematische Zeichnungen zu erläutern versucht.

Ich finde nach eingehendem Studium zahlreicher Querschnitte durch Skeletteile vom Hummer, vom Flußkrebs und von *Platycarcinus pagurus*, daß die Auffassung, welche man sich auf Grund einer Vergleichung der Struktur von Flächenschnitten durch Chitinskelette von Käfern und Crustaceen über den feineren Bau derselben bilden muß, durch die Untersuchung von Querschnitten völlig bestätigt wird. In beiden Fällen handelt es sich um faserig-fibrilläre, von spaltförmigen Löchern durchsetzte, also netzförmige Lamellen, welche, in großer Zahl übereinander geschichtet, lagenweise eine ganz gesetzmäßige Aenderung in der Verlaufsrichtung der Fasern erkennen lassen, indem dieselben sich in benachbarten Schichten annähernd rechtwinklig kreuzen.

Am allerbeweisendsten für das Vorhandensein einer solchen Struktur auch bei den Crustaceen ist aber wieder das Verhalten von Querschnitten im polarisierten Lichte. Bringt man einen solchen von genügender Feinheit zwischen gekreuzte Nicols, so erscheint er fast noch deutlicher geschichtet als im gewöhnlichen Lichte (Fig. 211c), indem alle in diesem letzteren Falle hellen Schichten völlig dunkel bleiben, soweit die Verlaufsrichtung ihrer Fibrillen in die eine oder andere der beiden Polarisationsebenen fällt, dagegen hell aufleuchten, wenn sie mit jenen einen Winkel von 45° einschließen. Die im gewöhnlichen Lichte dunkel erscheinenden Schichten bleiben auch zwischen gekreuzten Nicols, und zwar bei jeder Lage des Präparates, an allen den Stellen dunkel, wo Fibrillenbündel wirklich quergetroffen wurden. Dies ist nun freilich keineswegs immer gleichmäßig innerhalb einer solchen Schicht der Fall, da zahlreiche Fibrillen aus jeder einzelnen Schicht in die benachbarten abbiegen, wie man an den querdurchschnittenen längsfaserigen (hellen) Schichten so deutlich sehen kann (Fig. 211 a, b). Berücksichtigt man dabei, daß die Verlaufsrichtung solcher Fasern sich zwischen den beiden extremen Lagen, der horizontalen und der vertikalen, in der mannigfachsten Weise ändert, so erscheint es völlig verständlich, daß namentlich an etwas dickeren Querschnitten oft keiner Stellung des Präparates zwischen gekreuzten Nicols völlige Dunkelheit aller Schichten entspricht. Dies ist nur bei sehr dünnen und vor allem bei möglichst genau senkrecht zur Ebene der Lamellen gerichteten Querschnitten der Fall. Berücksichtigt man das optische Verhalten wirklich gelungener Querschnitte durch den Crustaceenpanzer, so läßt sich meiner Ansicht nach nicht zweifeln, daß dasselbe in jeder Hinsicht dem der Skelette der Käfer entspricht, mit dem einzigen Unterschied, daß es sich im letzteren Falle um eine ungleich gröbere Struktur handelt, und daß es hier auch niemals zu einem so

reichlichen Faseraustausch zwischen den einzelnen Schichten kommt, wie es bei Crustaceen Regel zu sein scheint. Die dadurch bedingten Unregelmäßigkeiten im Faserverlauf treten auch an Flächenpräparaten bei Untersuchung im polarisierten Lichte auf das deutlichste hervor. Nur die feinsten, durch Abziehen gewonnenen Lamellen erscheinen in Diagonalstellung der Faserung zwischen gekreuzten Nicols gleichmäßig schwach doppelbrechend. Wenn dagegen, wie es an Flächenschnitten stets der Fall ist, mehrere Schichten übereinander liegen, so bemerkt man in der Regel (wie bei pflanzlichen Zellmembranen) nur eine ziemlich ungleichmäßige Aufhellung des dunklen Gesichtsfeldes.

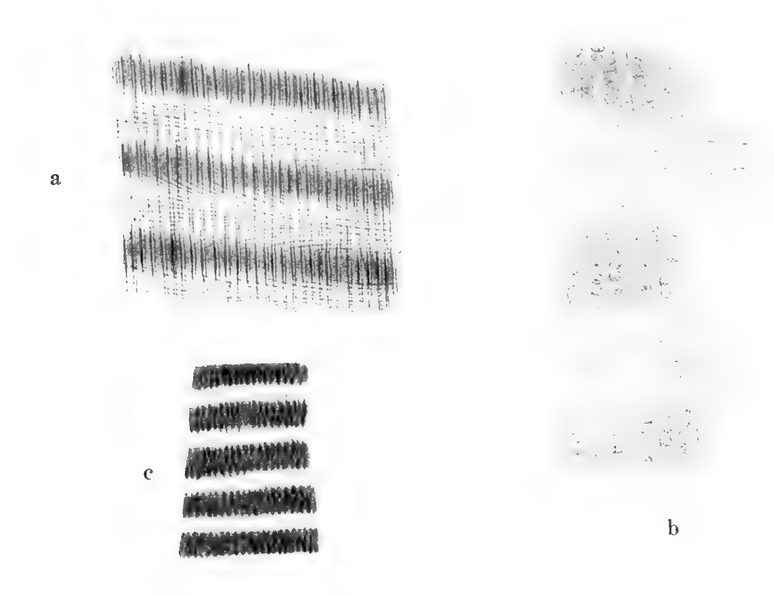


Fig. 211. Homarus. a Teil eines Querschnittes der entkalkten Schere, helle und dunklere Schichten; die ersteren deutlich längsfaserig. Beiderlei Lagen von vertikalen Porenkanälchen durchsetzt. b Ebensolches Präparat stark vergrößert, Struktur der dunklen Lagen; spindelförmige Gruppen von querdurchschnittenen Fibrillenbündeln Bütschlis „Stücke"). c Ebensolches Präparat schwach vergrößert zwischen gekreuzten Nicols. (Nach Biedermann.)

Auch bei den Crustaceen fehlen nicht konzentrische Lamellensysteme ähnlicher Art wie bei manchen Käfern, die sich dann gewöhnlich um einen haarähnlichen, die Schichten senkrecht durchsetzenden Chitinzapfen gruppieren. Auch hier wechselt dann die Richtung der Fasern in den einzelnen Schichten, und es erscheint daher jedes solche System von einem dunklen Kreuz durchzogen.

Merkwürdigerweise hat Bütschli das abwechselnd verschiedene Verhalten der einzelnen Schichten des Crustaceenpanzers im polarisierten Lichte kaum gewürdigt, wie es denn auch sein Schüler Kapzow bei seinen sonst so trefflichen Untersuchungen der Insektencuticula ganz mit Stillschweigen übergeht. Bütschli (11a) findet an Querschnitten des entkalkten Krebspanzers die dünne „Außenlage" optisch positiv, d. h. so, „als wenn die Achse kleinster optischer

Elastizität auf ihr senkrecht steht; die darunter folgende „Pigmentlage“ ist sehr wenig doppelbrechend und verändert das Rot eines Gipsplättchens I. Ordnung fast nicht; dagegen sind die dichteren Grenzregionen der Schichten der Hauptlage (d. h. die Schichten, deren Fasern der Länge nach getroffen sind, B.) ziemlich stark doppelbrechend, jedoch von umgekehrtem Charakter, wie die Außenlage, also negativ. Die zwischen ihnen liegenden mittleren Partien der Schichten (nach meiner Auffassung diejenigen, deren Fasern in der Hauptsache quergetroffen sind) erscheinen sehr schwach doppelbrechend; wenn sie jedoch Farben geben, so erweisen sie sich positiv wie die Außenlage“. Vom Standpunkte seiner Theorie aus erklärt Bütschli dieses Verhalten durch die meiner Ansicht nach irrtümliche Annahme, „daß die Struktur der abwechselnden Lagen in den Grenzschichten tangential faserig-wabig, in den zwischenliegenden Partien dagegen radial faserig-wabig ist. Da nun die Richtung der Faserung auf Zugwirkung beruhen dürfte und kolloïdale Substanzen in der Richtung des Zuges positiv doppelbrechend werden, so erklärt sich die Abwechslung des optischen Verhaltens der Schichten wohl in dieser Weise“. Auf Flächenschliffen bemerkte Bütschli „bei exakter Führung überhaupt keine Doppelbrechung, was ja auch bei einachsiger optischer Entwicklung begreiflich“.

Eine Kritik dieser Auffassung darf ich mir an dieser Stelle wohl ersparen, sie erscheint, wie ich glaube, genügend widerlegt durch alle in den früheren Kapiteln mitgeteilten Tatsachen über das optische Verhalten pflanzlicher Zellmembranen, sowie der Hauptlage der Cuticula von Würmern und Insekten. Unter Voraussetzung fibrillärer Struktur erklärt sich dieses ganz einfach und befriedigend, während die Wabentheorie zu ganz unwahrscheinlichen Hilfshypothesen ihre Zuflucht nehmen muß (v. Ebner).

D. Die Struktur der Außenlage.

Sehr allgemein gilt bei geformten Sekreten die Regel, daß die zuerst abgelagerte Schicht (oder Schichten) sich strukturell und oft auch chemisch ganz wesentlich von den später folgenden unterscheiden. Beispiele hierfür liefern, ganz abgesehen von pflanzlichen Zellmembranen, die Gehäuse vieler Protozoen (Foraminiferen), sowie namentlich auch der Mollusken (Periostracum) und in größter Mannigfaltigkeit die Chitinskelette der Arthropoden, namentlich der Insekten. Hier ist diese Cuticula im engeren Sinne des Wortes der Sitz der so wechselnden Skulpturen, sowie der mannigfachen Farbenerscheinungen und dient infolge ihrer Härte und besonderen Widerstandsfähigkeit in erster Linie dem Schutz gegen äußere Schädlichkeiten. Da ich in einem anderen Kapitel dieses Handbuches, welches von den Farben der Insekten handelt, ausführlich auf die Struktur dieser Oberflächenschicht zurückkommen muß, so begnüge ich mich hier mit einigen allgemeinen Bemerkungen. Zunächst ist zu erwähnen, daß die „Außenlage“ im Sinne Bütschlis in der Regel keine fibrilläre (faserige) Struktur zeigt und oft ganz homogen erscheint, was übrigens auch in solchen Fällen gilt, wo Chitin nur in ganz dünner Schicht abgesondert wird, wie z. B. bei den Flügelhäutchen der Dipteren, Hymenopteren,

Neuropteren und Lepidopteren, sowie in manchen anderen Fällen, wo es nicht auf besondere Druckfestigkeit, sondern nur auf hohe Elastizität und Biegungsfestigkeit ankommt. Solche Chitinbildungen erscheinen dann bei Untersuchungen im polarisierten Licht vollkommen isotrop. Ein solches dünnes strukturloses Häutchen überzieht aber auch ganz gewöhnlich eine aus mehreren oder vielen Schichten bestehende Chitindecke und wurde von Bütschli als „Grenzhaut" bezeichnet. Wenn, was nicht immer der Fall ist, die Außenlage aus einer mehr oder weniger großen Anzahl meist sehr feiner Schichten besteht, erscheint das Grenzhäutchen an dünnen Querschichten als stark lichtbrechende Linie. Beim Kochen mit HCl löst sich die ganze Cuticula bis auf diese äußerste dünne Oberflächenschicht.

Bei Käferlarven (*Dytiscus, Oryctes*) beschreibt Kapzov die Außenlage (namentlich die der Gelenkhäute) als sehr deutlich wabig gebaut. Das gleiche gilt auch von den Gelenkhäuten fertiger Käfer (*Lucanus*). „Auf dem Querschnitt (Fig. 212c) erscheint die Außenlage hier nur zwei Wabenreihen dick; in der Flächenansicht bietet sie ein außerordentlich deutliches Wabenbild (Fig. 212b), wie es wohl kaum an irgend einem anderen Teil der Cuticula besser zu studieren ist." Die Außenlage („Emailschicht" nach meiner früheren Bezeichnungsweise) dickerer Anteile des Käferskelettes beschreibt Kapzov als „im allgemeinen sehr deutlich wabig, mit Andeutung von Schichtung teilweise mit vertikaler oder Kreuzstreifung; sie enthält das braune (diffuse) Pigment" (Fig. 212a). . . . „Die Waben haben die Tendenz, sich senkrecht zur Körperoberfläche zu stellen, wodurch die Vertikalstreifung entsteht, welche für die Außenlage charakteristisch ist". Prachtvoll entwickelt fand ich eine vollkommen regelmäßige Vertikalstreifung an der Emailschicht der Flügeldecken eines ebenfalls zu den Lamellicorniern gehörigen afrikanischen Käfers (*Smaragdisthes africana*). Untersucht man ein durch Mazeration in Kalilauge isoliertes, teilweise oder ganz entfärbtes Emailplättchen bei starker Vergrößerung, so erscheint die Oberfläche in der Tat wie ein sehr feines Wabenwerk mit rundlichen Maschen (Fig. 212d), während bei tieferer Einstellung eine sehr deutliche Zellenzeichnung hervortritt. Man muß den Tubus eine ganze Strecke weit senken, ehe diese polygonale Mosaik sichtbar wird, was auf eine beträchtliche Dicke jener scheinbaren Wabenschicht hindeutet. Im optischen Querschnitt einer Falte, die durch Umklappen eines solchen Emailstückchens gebildet wird, erscheint dann ein Bild, welches durchaus an den Cuticularsaum (Stäbchensaum) der Darmepithelien bei Wirbeltieren erinnert (Fig. 212d). Ueber der gelb pigmentierten Innenschicht breitet sich nämlich ein ganz farbloser ziemlich breiter Saum aus, der auf das zierlichste von vertikalen (senkrecht zur Flügelfläche gerichteten), dicht aneinander stehenden Linien durchzogen ist. Die äußerste Begrenzung zeigt an guten Präparaten stets einen doppelten Kontur, so daß es den Anschein gewinnt, als ob ein sehr dünnes, ganz homogenes Chitinhäutchen (Grenzhaut) die eigentliche Grenzschicht nach außen bildete. Es würde demgemäß die Außenlage, die sich wie eine Rinde unter den erwähnten Umständen immer von selbst glatt von der übrigen Chitinmasse (Hauptschicht) abhebt, eigentlich aus 3 Lagen bestehen, der Pigmentschicht (mit Zellenzeichnung), der Stäbchenschicht und schließlich dem Grenzhäutchen. Es kann meiner Ansicht nach von einer wirklich wabigen Struktur hier gar nicht die Rede sein, denn nirgends lassen sich, wie ich mich neuerdings wieder überzeugt habe, Querbrücken zwischen den Stäbchen erkennen. Eine ganz ähnliche Struktur fand ich auch bei dem Email von *Potosio Preyeri*, einem unserem Goldkäfer (*Cetonia*) nahestehendem Käfer, sowie bei *Popilia cupricollis*, einem Carabiden (*Carabus Bonplandii*) und namentlich auch einem großen Prachtkäfer (*Sternocera sternicornis*). Letzterenfalls handelt es sich ganz zweifellos um senkrecht stehende faserige oder stäbchenartige

Gebilde der Außenlage, die, wenn sie durch Mazeration in HNO_3 erweicht sind, sich beim Bedecken mit dem Deckglase oft umlegen, so daß die durch Zellenzeichnung der Schicht erzeugten Mosaikfeldchen ein zierlich gestreiftes Aussehen erhalten.

Ein Blick auf ein solches Präparat genügt, um zu zeigen, daß es sich hier gewiß nicht um „Waben" handeln kann. Wie ich an anderer Stelle zeigen werde, steht die geschilderte „Stäbchenstruktur" mit den glänzenden Schillerfarben aller der genannten Käfer in engstem Zusammenhang. Bekanntlich zeichnen sich unter den Crustaceen die Sapphirinen durch prachtvollen Metallglanz und leuchtende Schillerfarben aus. Schon ältere Autoren (CLAUS, HAECKEL) sprechen von einer direkt unter der Chitinhülle (Grenzhäutchen?) liegenden, in polygonale Felder geteilten Schicht, der sie eine „feinkörnige" Struktur zuschreiben, die „vollständig derjenigen der Kieselschale von *Pleurosigma* und anderen Diatomeen entspricht"

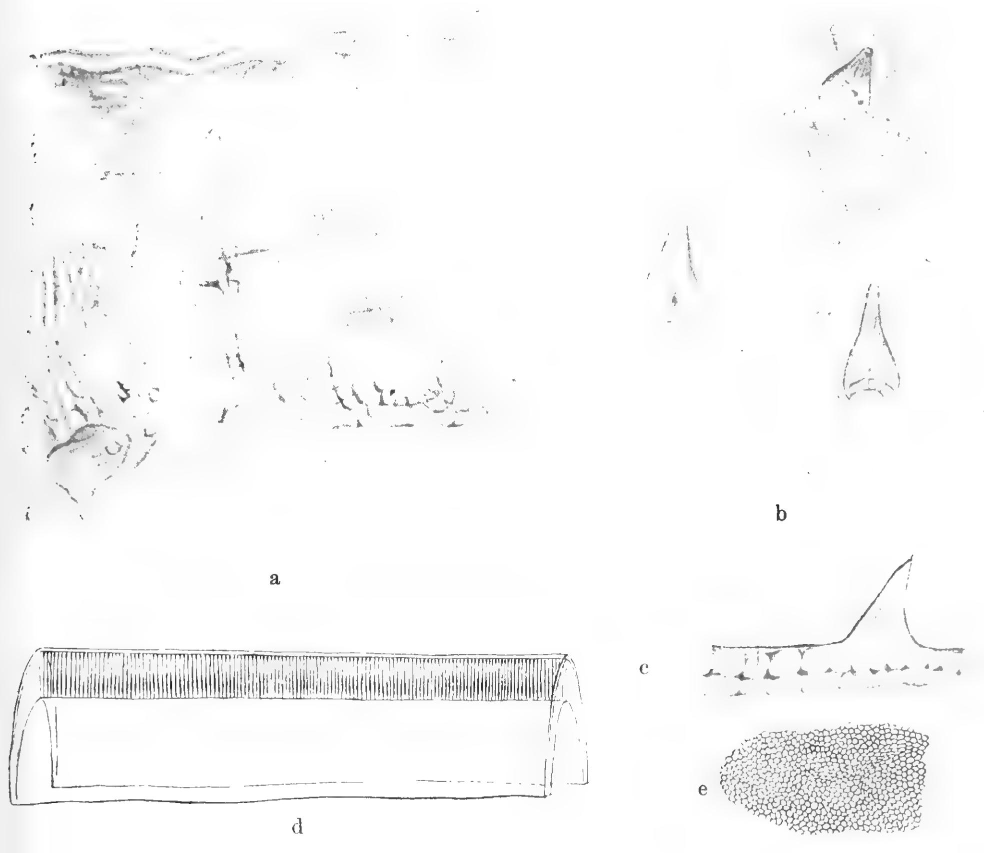


Fig. 212. a *Lucanus cervus*. Querschnitt durch die Außenlage der Flügeldecken; die „Grenzhaut" ist durch einen Alveolarsaum von der übrigen Außenlage getrennt. b Außenlage einer Gelenkhaut in Flächenansicht mit kegelförmigen Haaren, um welche sich die Waben schön radiär anordnen. c Außenlage der Gelenkhaut im Querschnitt. d *Smaragdisthes*. Ein Emailplättchen im optischen Längsschnitt, Stäbchenstruktur der unter der dünnen Grenzhaut gelegenen zweiten Schicht. e Bruchstück eines solchen Emailplättchens (nach Mazeration in verdünnter Kalilauge) von der Fläche gesehen. (a—e nach KAPZOV, d und e nach BIEDERMANN.)

(Haeckel). Haeckel glaubte, daß diese Struktur von sich kreuzenden Liniensystemen herrühre, und daß auch jene Farben als Interferenzerscheinungen durch diese Leistensysteme hervorgebracht werden. Dagegen hat Ambronn gezeigt, daß jene feinkörnige Struktur „von dicht aneinander liegenden prismatischen Stäbchen herrührt und nicht von Leisten". . . . „Besonders deutlich wird dies an Stellen, an denen durch gelinden Druck die einzelnen Prismen sich gegenseitig verschoben haben; oft hängen ganze Reihen derselben noch zusammen, oft auch liegen einzelne regellos zerstreut umher." Ich habe ganz ähnliche Bilder bei *Sternocera* nach Mazeration in HNO_3 erhalten. Auch das Verhalten der „Stäbchen" im polarisierten Licht stimmt bei den Sapphirinen und Käfern überein. Es leuchten nach Ambronn ersterenfalls alle jene Stäbchen oder Stäbchenreihen auf, „welche in ihrer Richtung gegen die Oberfläche verschoben worden sind. Es verhalten sich die Stäbchen wie optisch einachsige, negative Kristalle und ihrer Gestalt nach wie hexagonale Prismen." Betrachtet man zwischen gekreuzten Nicols den Umschlagsrand eines durch Kalibehandlung isolierten Emailplättchens von *Smaragdisthes*, so erscheint der zierlich gestreifte „Stäbchensaum" immer dann dunkel, wenn die Längsachse der Stäbchen mit der Richtung der einen oder anderen Polarisationsebene zusammenfällt, leuchtet dagegen in maximaler Helligkeit, wenn die Stäbchenachse die Polarisationsebenen der beiden Nicols unter einem Winkel von 45° schneidet. Man erkennt dann außerdem, daß die äußerste Begrenzung eines solchen optischen Querschnittes (Grenzhäutchen) von einer ebenfalls stark leuchtenden Linie gebildet wird, welche von dem oberen Ende der hellen Stäbchen durch einen schmalen, tiefdunklen Zwischenraum getrennt erscheint.

Es handelt sich demnach in der fraglichen Schicht sowohl bei den Sapphirinen wie bei gewissen Käfern um palisadenartig dicht aneinander gerückte, optisch einachsige, anisotrope Gebilde, die letzterenfalls ohne allen Zweifel aus Chitin bestehen. (Bei den Sapphirinen will sie Ambronn als nicht zur Chitinhülle gehörig betrachten, was wohl als fragwürdig gelten darf.)

Es war im vorhergehenden schon mehrfach davon die Rede, daß namentlich in den tieferen Schichten der Außenlage (seltener auch in den Schichten der Hauptlage) eine sehr charakteristische Zellenzeichnung hervortritt, wobei die einzelnen Feldchen zweifellos als Abdrücke der Bildungszellen aufzufassen sind. Am Panzer des Hirschkäfers hat Karpzov diese Verhältnisse an Serien von Flächenschnitten untersucht und ich werde auf die wichtigen Ergebnisse noch zurückkommen.

E. Verkalkung des Crustaceenpanzers.

Einer besonderen Besprechung bedarf noch die sekundäre Einlagerung von Kalk, wie sie in so charakteristischer Weise bei vielen Crustaceen beobachtet wird und zur Festigkeit des Skelettes ganz wesentlich beiträgt. Es sind diese Verhältnisse um so interessanter, als der Kalk hier zumeist in einer Form und Verteilung auftritt, die in den bisher besprochenen Fällen von Verkalkung pflanzlicher und tierischer Skelettsubstanzen keine Analogie findet, wohl aber an die Kalkeinlagerung gewisser aus Bindegewebe bestehenden Skelettbildungen der Wirbeltiere (Knochen) erinnert. Es handelt sich nämlich in der Hauptsache um Kalk von amorpher Beschaffenheit.

Werden zerkleinerte Stücke des Hummerpanzers mit verdünnter HCl übergossen, so verrät sich der $CaCO_3$ sofort durch das starke

Aufschäumen. Die klare saure Lösung liefert mit NH_3 einen reichlichen flockigen Niederschlag (I). Prüft man das Filtrat mit Ammoniumoxalat auf Kalk, so entsteht ein äußerst massiger Niederschlag (II) von Kalkoxalat. Der Niederschlag I wird in Essigsäure gelöst und erwärmt. Die klare Lösung, mit Ammoniumoxalat versetzt, gibt ebenfalls einen reichlichen Niederschlag von Kalkoxalat (III). Dieser bei der Untersuchung des Ammoniakniederschlages (I) gefundene Kalk ist als Phosphat zu rechnen, da andere anorganische Verbindungen des Calcium durch NH_3 bei Gegenwart von Chlorammonium nicht gefällt werden. Mit einer Lösung von Ammoniummolybdat in HNO_3 gibt der Niederschlag I ein reichliches gelbes kristallinisches Sediment.

Quantitative Analysen liegen schon mehrfach vor. So führten in neuerer Zeit Agnes Kelly (50) und Bütschli (l. c.) solche aus. Die erstere findet, daß im Panzer von *Astacus*

$CaCO_3$	48,5 Proz.
$Ca_3(PO_4)_2$	6,1 „

enthalten sind. Bütschli bestimmte am gleichen Objekt:

$CaCO_3$	47,51 Proz.
Phosphate	6,77 „
$MgCO_3$	1,38 „
$CaSO_4$	1,66 „
Organ. Substanz	40,60 „
Wasser	1,34 „
Al_2O_3 und Fe_2O_3	4,4 „

Weitere Angaben bei Bütschli l. c.

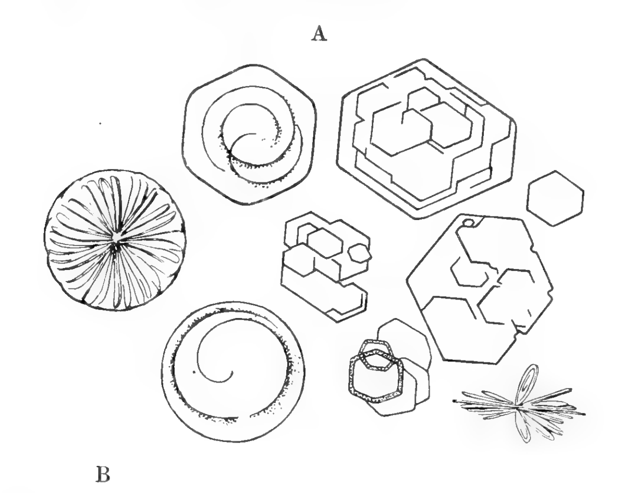
Ueber die Art nun, wie die Kalksalze innerhalb der organischen Grundsubstanz abgelagert sind, wurden erst in letzter Zeit genauere Angaben gemacht. Ehe aber darauf näher eingegangen werden kann, müssen zunächst die besonderen Eigenschaften des amorphen Kalkes besprochen werden, über welche Untersuchungen von Bütschli vorliegen.

Bringt man hinreichend konzentrierte Lösungen eines Kalksalzes und kohlensaurer Alkalien zusammen, so entsteht, wie schon früher bemerkt eine Gallerte, aus der sich mehr oder weniger rasch kristallinische Gebilde von $CaCO_3$ (Rhomboëder oder Sphäriten) abscheiden. Es hat nun große Schwierigkeiten, aus dieser kolloïdalen Modifikation des Calciumkarbonates wirklich amorphen (nicht doppelbrechenden) Kalk zu erhalten. Die besten Resultate erzielte Bütschli durch Fällung äquivalenter Mengen von essigsaurem Kalk und K_2CO_3, die in gleichen Mengen Wasser gelöst waren. Zu dem rasch umgerührten vorher stark abgekühlten Gemisch wurde dann sofort das 4—5-fache Volum in gleicher Weise gekühlter 95-proz. Alkohol gegeben, der entsprechende Niederschlag möglichst rasch abgesaugt, mit Alkohol gewaschen und im Vakuum getrocknet. Das so gewonnene Präparat wies „kaum Spuren doppelbrechender Körnchen“ auf und besaß ein spezifisches Gewicht von 2,25—2,45. Es stellt „eine rein weiße, leicht zereibliche Masse“ dar, deren kleinste Teilchen unter dem Mikroskop „eine typisch kolloïdale globulitisch-wabige Struktur“ erkennen ließen.

Wird etwas von dem amorphen Kalk mit Wasser unter das Mikroskop gebracht, so vollzieht sich außerordentlich rasch die Umwandlung in kristallinischen Kalk. „Sowohl im Umkreis der Partikel des amorphen Kalkes als auch in ihnen selbst treten sofort massenhaft kristallinische Körnchen auf und bald ist alles in ein Häufchen solcher verwandelt. Der kristallinische kohlensaure Kalk schied sich entweder in schönen kleinen Rhomboëdern, demnach sicher als Calcit oder auch in

kleinen Sphäriten ab. Wurde der trockene amorphe Kalk mit kochendem Wasser übergossen, so war die Umwandlung rasch beendet.“ Viel haltbarere Präparate gewinnt man, wenn die Lösung des Calciumacetates mit filtriertem Hühnereiweiß versetzt, hierauf mit der äquivalenten Menge kohlensaurer Kalilösung gefällt und dann so viel 95-proz. Alkohol zugefügt wird, daß das Eiweiß gleichzeitig koaguliert wird. „Abgesaugt, mit Alkohol gewaschen und bei 56° getrocknet, ist die Substanz weiß, leicht bröcklig und sehr lufthaltig. Bei der mikroskopischen Untersuchung erwies sie sich völlig gleichmäßig kolloïdal strukturiert (im Sinne Bütschlis also wabig) ohne jeglichen Unterschied zwischen dem kohlensauren Kalk und dem Eiweiß, so daß eine sehr innige Mischung oder Vereinigung beider eingetreten sein muß. Die Substanz war völlig frei von kristallinischem $CaCO_3$, also gar nicht doppelbrechend. Es ist dies von Interesse, da wir sehen werden, daß der amorphe Kalk relativ haltbar in Vereinigung mit Chitin vorkommt.“ (Bütschli.)

„Behandelt man etwas von dem amorphen Kalk oder dem Eiweißkalk unter dem Mikroskop mit konzentrierten Lösungen von K_2CO_3 oder Na_2CO_3, so geht er sehr rasch und vollständig in die (schon früher erwähnten) charakteristischen Doppelsalze $2(K_2CO_3) + 3(CaCO_3) + 6H_2O$ (Fig. 213 A) und $Na_2CO_3 + CaCO_3 + 5H_2O$ (Gaylussit) (Fig. 213 B) über. Das erstere Doppelsalz tritt in kleinen hexagonalen Täfelchen, das letztere in monoklinen Kriställchen auf.“



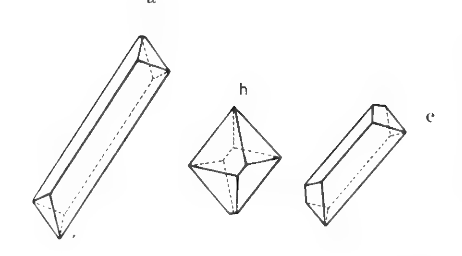


Fig. 213. A Kriställchen des Kalidoppelsalzes [$2 (K_2CO_3) + 3 (CaCO_3) + 6 H_2O$], zum Teil auch Scheiben mit aufgewachsenen anderen. B Kristallformen des Gaylussits (Natriumdoppelsalz des $CaCO_3$ + ($Na_2CO_3 + CaCO_3 + 5H_2O$). (Nach Bütschli.)

Miss Agnes Kelly (l. c.) hat nun zuerst angegeben, daß in den Hautskeletten verschiedener Arthropoden (*Astacus*, *Squilla*, *Julus*), sowie in den Konkrementen der sogenannten Kalkdrüsen der Regenwürmer amorpher kohlensaurer Kalk vorkomme, wobei sie sich hauptsächlich auf das Fehlen der Doppelbrechung stützt. „Die Panzer

von *Astacus*, *Squilla* und *Julus* brausten stark bei Säurezusatz, jedoch zeigte sich entweder keine Spur von Doppelbrechung oder es waren nur einzelne hier und da im Bereiche des Schliffes verstreute Kristallsphäroïde sichtbar.“ Ein weiterer Grund ist das geringe spezifische Gewicht. Sie fand

für die Kalkkügelchen von *Lumbricus*	2,09
für den Panzer von *Astacus*	2,2
für *Julus*	2,2

Auch wenn man mit BÜTSCHLI etwas höhere Werte berechnet, so bleibt doch die Tatsache bestehen, „daß der $CaCO_3$ im Krebspanzer (und wohl auch in den anderen Fällen) ein spezifisches Gewicht besitzt, das sehr beträchtlich unter dem des Calcits bleibt (mit den von BÜTSCHLI für den künstlichen amorphen Kalk gefundenen Werten aber sehr gut übereinstimmt)“. Auch in dem Punkte besteht Uebereinstimmung mit dem amorphen Kalk, daß er in Berührung mit Wasser sich rasch in kristallinischen umwandelt. Wie Miss KELLY fand, „werden frische Kügelchen (aus den Kalkdrüsen des Regenwurmes) beim Befeuchten mit Wasser sofort kristallinisch“, wobei sie in ihrem Verhalten sonst keine Veränderung erfahren, „außer daß sie nunmehr eine sehr kräftige Doppelbrechung annehmen“. Beim Krebs- und Hummerpanzer hatte ich gleichzeitig entsprechende Erscheinungen gefunden (7a). Schleift man ein frisches oder in dünnem Spiritus aufbewahrtes Armglied vom Hummer (Hauptlage) auf einer Feile unter Zusatz von Wasser, so erweist sich der Feilschlamm zusammengesetzt aus den Trümmern organischer Substanz (Chitin), anderenteils aber aus zahllosen, stark doppelbrechenden kristallinischen Körperchen, so daß die ganze Masse zwischen gekreuzten Nicols glitzert. Vielfach findet man kleine runde oder stäbchenförmige Sphäriten, die oft in außerordentlich großer Zahl das ganze Präparat durchsetzen.

BÜTSCHLI hat diese Gebilde später einer genaueren Untersuchung unterworfen.

„In einem Deckglaspräparat abgeschabter Partikelchen frischer Scheren (von *Astacus*) beginnt die Abscheidung der Kalkgebilde sofort. Sie haben stets die charakteristische tränenförmige Gestalt, die bei Verwachsung zweier in Parallelstellung zu den seit lange bekannten Trommelschlägelformen (Dumbbells) führt. Dieselben werden oft recht groß, verwachsen jedoch auch zu mehr- bis vielstrahligen Aggregaten (Fig. 214). Kohlensäureentwicklung und starke negative Doppelbrechung beweisen wohl sicher, daß Calcit vorliegt. . . . Bei Behandlung mit verdünnter Essigsäure bleiben eine sehr blasse, zarte organische Hülle, sowie körnelige Reste im Inneren zurück“. Da die erwähnten Gebilde nicht nur an den Chitinpartikeln selbst, sondern auch in deren Umgebung auftreten und jene oft wie Höfe umgeben, so muß man schließen, daß der amorphe Kalk zunächst vom Wasser gelöst und dann erst als Calcit abgeschieden wird (BÜTSCHLI). In 2-proz. wie in 20-proz. Kochsalzlösung verläuft die Zersetzung des Krebspanzers ganz ebenso, desgleichen auch im Blute des Tieres, wenn auch weniger rasch“. Auf frischen Panzern, die längere Zeit (8 Tage) in Wassergelegen hatten, fand BÜTSCHLI gelegentlich schöne Sphären, die ein deutliches Kreuz von negativem Charakter gaben. Der Panzer eines Krebses, der schon länger in Alkohol gelegen hatte, zeigte nach 8-tägiger Wasserbehandlung „fast nur schöne große, strahlige Sphären“. Solche entstehen in Wasser auch in frischen *Julus*-Panzern sowie im Panzer von *Gammarus fluviatilis.* Ich fand beim Hummer die äußerste Schicht des frischen Panzers wie gepflastert mit einer kontinuierlichen

Lage schön entwickelter ziemlich großer Sphäriten, welche ganz dicht zusammenschließen und zwischen gekreuzten Nicols Kreuze zeigten. Dasselbe ist der Fall bei einem mir vorliegenden Präparat von einer Garnele. Ob es sich hier um eine Folge der Wechselwirkung des umgebenden Wassers mit der Oberflächenschicht handelt, erscheint wohl nicht unwahrscheinlich. „Werden Fragmente des Panzers von *Astacus* oder *Julus* mit konzentrierten Lösungen von K_2CO_3 oder Na_2CO_3 behandelt, so bilden sie wie der amorphe kohlensaure Kalk sofort große Mengen der oben schon erwähnten charakteristischen Kriställchen der Doppelsalze; sie stimmen demnach auch darin mit künstlichem amorphen Kalk überein.“ (Bütschli.)

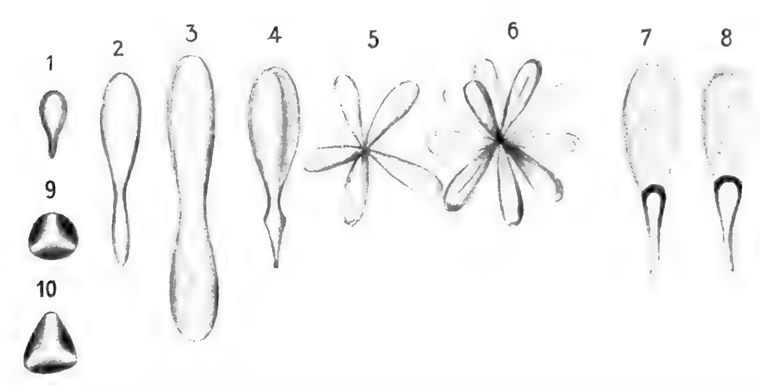


Fig. 214. *Astacus fluviatilis.* Gebilde aus $CaCO_3$, die bei der Zersetzung frischen Panzers in Wasser auftreten, 7 und 8 mit Essigsäure entkalkt und dann mit 12-proz. HCl behandelt, 9 und 10 vom Endpol aus gesehene Gebilde. (Nach Bütschli.)

Endlich muß noch als wichtigster Beweis für die Identität des in Arthropodenpanzern abgelagerten Calciumcarbonates mit künstlich dargestelltem amorphen Kalk die Tatsache angeführt werden, daß die optischen Eigenschaften der betreffenden Skeletteile durch vorhergehende Entkalkung nicht verändert werden. Es muß daher der Kalk des Krebspanzers amorph und einfachbrechend sein.

Im Gegensatz zu *Astacus* und *Squilla* soll nach Agnes Kelly beim Hummer und bei *Cancer* (Taschenkrebs) der kohlensaure Kalk im Panzer als Calcit eingelagert sein, eine Angabe, die, wie auch Bütschli bemerkt, in hohem Grade unwahrscheinlich ist, weil sich der Kalk des Hummerpanzers in jeder Beziehung ganz so verhält wie der von *Astacus* (vgl. Biedermann, l. c.). Bei *Gammarus fluviatilis* stellte Bütschli fest, daß sich der kohlensaure Kalk des Panzers in Wasser ebenso umwandelt wie bei *Astacus.*

Die Besonderheit des Kalkes im Hautskelett von Arthropoden prägt sich aber auch noch in einem anderen Umstande aus. Ich hatte seinerzeit gefunden (l. c.), daß sich beim Einlegen von Fragmenten frischen Krebs- und Hummerpanzers in reines Wasser allmählich ansehnliche Mengen eigentümlicher Kristalle bilden, welche die Flächen dünner Plättchen, die aus der Hauptschicht geschliffen werden, oft so dicht bedecken, daß von der Grundsubstanz nur wenig dazwischen sichtbar bleibt. Schleift man den Kristallbelag wieder am Steine ab, so bilden sich im Wasser neuerdings die gleichen Kristalle und man kann so den Versuch mehrmals mit gleichem Erfolg wiederholen.

Bringt man ein solches Präparat in Essigsäure, so tritt sofort lebhafte Gasentwicklung ein und die Kristalle verschwinden anscheinend spurlos. Um das umständliche Schleifen zu vermeiden, kann man an dem betreffenden Skeletteil einfach eine Feilfläche anlegen und das ganze Stück für 12—24 Stunden in Wasser legen. Man findet dann selbst an alten, schon ganz trockenen Panzerstücken die Schliffläche in ihrer ganzen Ausdehnung bedeckt mit großen (bis zu 0,5 mm) lebhaft glänzenden und vollkommen regelmäßig entwickelten Kristallen, die farblos, durchsichtig und **stark doppelbrechend** sind. Die beistehende Fig. 215 zeigt einige der häufigsten Formen der Panzerkristalle nach Bütschli.

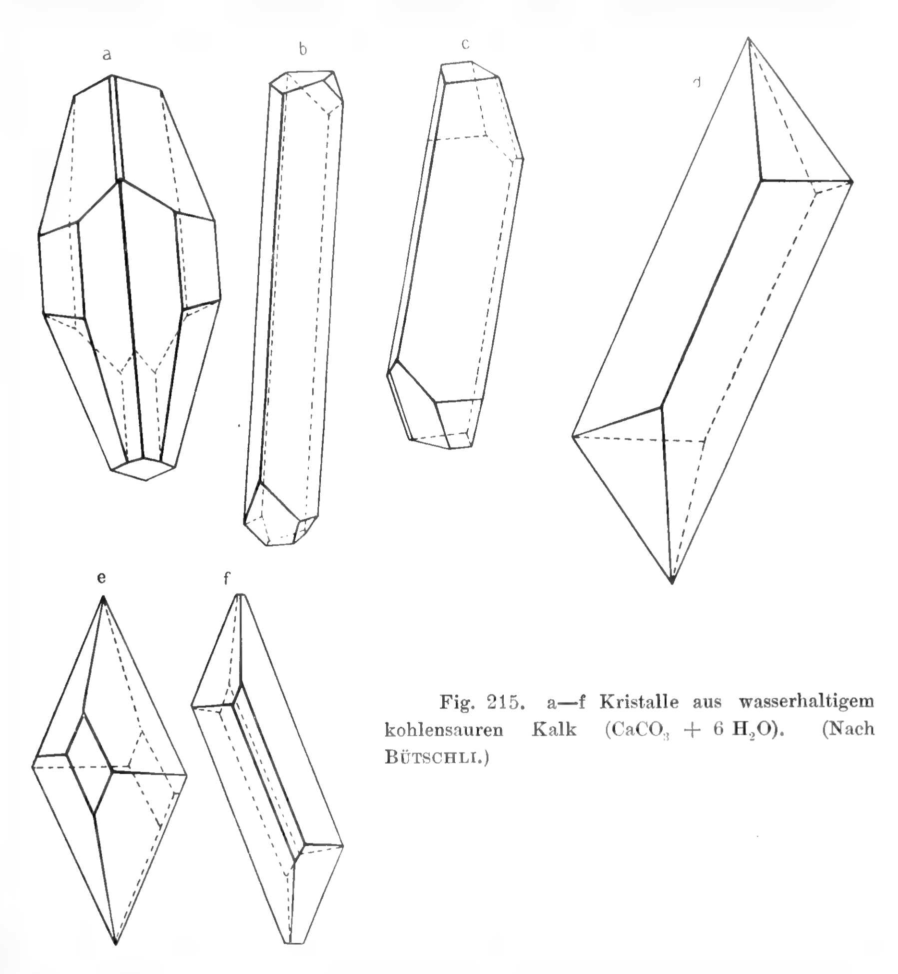


Fig. 215. a—f Kristalle aus wasserhaltigem kohlensauren Kalk ($CaCO_3 + 6\ H_2O$). (Nach Bütschli.)

Man erkennt, daß sie von monoklinem Habitus sind und große Aehnlichkeit mit denen des Gaylussits (vgl. Fig. 213 B) besitzen. Ueber die Entstehung derselben kann man sich an frischem Feilmehl der Panzer oder an dünnen Hobelspänchen Aufschluß verschaffen. Untersucht man trocken oder nach Zusatz von Alkohol oder Glyzerin zwischen gekreuzten Nicols, so erscheinen die Fragmente gleichmäßig matt leuchtend im dunklen Gesichtsfeld. Setzt man aber Wasser zu, so

blitzen nach wenigen Minuten an zahllosen Stellen glänzend helle Punkte auf, die sich rasch zu deutlichen Kriställchen entwickeln. Läßt man ein solches Präparat mit dem Deckgläschen bedeckt und vor Verdunstung geschützt mehrere Stunden stehen, so findet man nachher wieder dieselben prachtvoll entwickelten großen Kristalle in Menge vor, welche teils an den Chitinspänchen sitzen, teils auch frei im Wasser liegen. Dies beweist, daß offenbar Kalk zunächst herausgelöst wird, der dann in jenen Formen kristallisiert, doch kann es keinem Zweifel unterworfen sein, daß es sich hier um etwas anderes handelt, als bei jenen kleinen sphäritischen Gebilden, die sich in anderen Fällen an alten lange trocken gelegenen Panzerteilen bilden und von denen oben die Rede war.

Es war mir schon seinerzeit aufgefallen, daß sich die großen Kristalle zwar leicht im Winter, nicht aber im Sommer gewinnen lassen, doch hat erst BÜTSCHLI gezeigt, daß eine niedere Temperatur für ihre Bildung entscheidend ist. Ihm verdanken wir auch die Feststellung der Tatsache, daß es sich dabei um eine Modifikation des kohlensauren Kalkes handelt, die seit lange bekannt und durch ihren Wassergehalt charakterisiert ist. Indem ich bezüglich der älteren Literatur auf BÜTSCHLIS Abhandlung (11a) verweise, sei nur erwähnt, daß schon 1865 PELOUZE durch Einleiten von CO_2 in Kalkwasser oder in eine Zuckerkalklösung bei 1—2°, resp. auch durch Zersetzung einer Lösung von $CaCl_2$ mit Na_2CO_3 bei 0° Kristalle einer Verbindung $CaCO_3 + 6\,H_2O$ (52 Proz. H_2O) erhielt, über deren Form er aber nichts mitteilte. Nach dem PELOUZEschen Verfahren stellte BÜTSCHLI solche Kristalle dar und fand ihre Form der der Panzerkristalle völlig entsprechend. Während aber die ersteren nach Aussage der Analyse nur $CaCO_3$ und Wasser (im angegebenen Verhältnis) enthielten, ließen sich in den letzteren außerdem noch wechselnde Mengen Ammoniak, Phosphorsäure und organische Substanz als Verunreinigung nachweisen. Nach BÜTSCHLI schwankte der Ammongehalt auf $(NH_4)_2CO_3$ berechnet, zwischen 0,20, 0,24, 0,90; der Gehalt an $Ca_3(PO_4)_2$ zwischen 0,31, 0,35, 0,75 und 1,09; die organische Substanz von 0,27—1,00. Die eigentliche Kristallsubstanz besteht aus 52 Proz. H_2O und 48 Proz. $CaCO_3$. (Theoretisch fordert die Verbindung $CaCO_3 + 6\,H_2O$ 51,92 Proz. Wasser und 48,08 Proz. $CaCO_3$.) Im Zusammenhalt mit der Uebereinstimmung der Kristallform geht hieraus wohl mit Sicherheit hervor, daß die Panzerkristalle in der Tat nichts anderes sind als wasserhaltiger Kalk.

Die außerordentliche Unbeständigkeit der künstlich dargestellten Kristalle des letzteren war schon früheren Autoren aufgefallen. An der Luft verwittern sie rasch unter Abgabe von Wasser, wobei sie trüb und undurchsichtig werden und ihre starke Doppelbrechung einbüßen. Wie es scheint, bestehen diese jetzt völlig isotropen Kristalle aus der Verbindung $CaCO_3 + H_2O$ (die 15,25 Proz. H_2O und 84,75 Proz. $CaCO_3$ erfordert). BÜTSCHLI fand in den über H_2SO_4 getrockneten Panzerkristallen 15,34 H_2O und 84,66 $CaCO_3$. Daß die Substanz der verwitterten Kristalle nicht einfach $CaCO_3$ ist, ergibt sich ja auch aus dem erwähnten optischen Verhalten. Auch Glyzerin, welches wasserentziehend wirkt, verändert, wie ich gefunden habe, die normalen Panzerkristalle in eigenartiger Weise. Sie verlieren allmählich, von außen nach innen fortschreitend, ihre Doppelbrechung, so daß eine isotrope Rindenschicht entsteht, welche nach und nach an Dicke zunimmt und im optischen Längsschnitt eine sehr deutliche senkrecht zur Oberfläche gerichtete Streifung er-

kennen läßt. Daß es sich hier um eine Art von Stäbchen- oder Faserstruktur handelt, ergibt sich auch aus dem Bilde, welches bei hoher Einstellung die Oberfläche eines solchen Kristalles bietet. Man erkennt eine sehr deutliche mosaikartige Felderung, wobei jedem Feldchen ein Stäbchen der Profilansicht entspricht. Ist mit der Zeit auch der innerste doppeltbrechende Kern geschwunden, so erscheint der ganze Kristall ohne Aenderung seiner ursprünglichen Form zwischen gekreuzten Nicols bei jeder Lage absolut dunkel, verhält sich also in seiner Totalität wie ein isotroper Körper.

Allmählich entstehen aber an der Oberfläche und in der nächsten Umgebung sehr kleine, dann größere, stark doppeltbrechende Kriställchen von rhomboedrischer Form, welche schließlich den ganzen einfachbrechenden Kern umhüllen. Beim Verschieben des Deckglases gelingt es leicht, die aus Rhomboëdern bestehende Rindenschicht abzustreifen und den Kern bloßzulegen. Derselbe zeigt dann auch deutliche Stäbchenstruktur und ist in Säuren sehr leicht löslich, während die Rhomboëder ungleich widerstandsfähiger sind. Bütschli dürfte wohl recht haben, wenn er meint, „daß das Glyzerin durch seine stark wasserentziehende Eigenschaft ähnlich wirkt wie die Verwitterung, und daß daher die einfachbrechende Substanz, in welche sich die Kristalle umwandeln, die Verbindung $CaCO_3 + H_2O$ ist, die dann allmählich in Calcitrhomboëder übergeht“. Bei an der Luft verwitterten Kristallen beobachtete Bütschli eine rasche Zersetzung, wenn sie in Wasser gebracht wurden, wobei sich sowohl in ihrem Innern wie auch in der Umgebung Sphärite von Calcit bildeten, so daß förmliche Pseudomorphosen der Kristalle entstehen, die aus Sphäriten zusammengesetzt sind.

Eine ganz entsprechende Zersetzung erfahren nun auch die Kristalle der Verbindung $CaCO_3 + 6H_2O$, wenn sie in Wasser von mittlerer Temperatur (18—20°) gebracht werden und zwar vollzieht sich dieselbe wesentlich rascher bei den künstlich dargestellten reinen Kristallen als bei von organischer Substanz durchsetzten Panzerkristallen. Daß gerade der letzterwähnte Umstand die größere Haltbarkeit verursacht, hat Bütschli auch dadurch zeigen können, daß er künstlich Kristalle von wasserhaltigem Kalk mit Eiweißzusatz darstellte. Diese waren dann ähnlich widerstandsfähig wie die Panzerkristalle. Die Zersetzung geht in der Regel unter sehr charakteristischer Höhlenbildung im Innern der Kristalle vor sich, die dann meist mit blättrig gebauten Drusen ausgefüllt sind. Erwärmt man die Kristalle mit Wasser auf dem Objektträger, so zerfallen sie sofort in lauter rhomboëderähnliche, sehr stark doppeltbrechende, kleinere und größere Bruchstücke und jeder solche Haufen ist in der Regel noch umgeben von einer Wolke ganz kleiner kristallinischer Körperchen. An größeren Kristallen kann man bei vorsichtigem Erwärmen mit Wasser sehr gut sehen, daß sich im Innern der Kristallmasse Hohlräume (sozusagen Vakuolen) bilden, in welchen je ein oder mehrere Rhomboëder liegen (Biedermann).

Die Kristalle sind auch in absolutem Alkohol nicht haltbar. Schon nach 12 Stunden zeigen sie sich durchsetzt von zahlreichen kleinen, stark lichtbrechenden Körperchen von meist rhomboëderähnlicher, manchmal auch länglich-runder Form (nach Art kleinster Sphäriten). Auch selbst in Balsam eingeschmolzene Kristalle erleiden im Laufe längerer Zeit ähnliche molekulare Umlagerungen. Ein Schliffpräparat vom Hummerpanzer, welches beiderseits mit schönen Kristallen besetzt war, wurde nach Behandlung mit Alkohol und Nelkenöl in Balsam eingeschlossen. Nach 14 Tagen erschien die Mehrzahl der Kristalle in höchst charakteristischer Weise verändert, indem in der Masse derselben Hohlräumchen sich entwickelt hatten, in welchen schön ausgebildete rhomboëdrische Kristalle lagen (Biedermann). (Fig. 216.)

Läßt man zu gut ausgebildeten großen Kristallen verdünnte Kalilauge zufließen, so färbt sich im ersten Momente der Einwirkung die Ober-

fläche gelbbraun, indem sich eine Art Rinde bildet; nach und nach wird der Kristall immer dunkler braun und undurchsichtiger und gewinnt bald dasselbe schwärzliche Aussehen, welches bei Zusatz einer konzentrierten Lauge momentan eintritt. In solchem Falle werden die Kristalle fast augenblicklich ganz undurchsichtig und dunkel schwärzlich im durchfallenden Licht. Verfolgt man den Vorgang genauer, so überzeugt man sich, daß es sich dabei um eine Umkristallisation handelt, wobei die ganze Masse des Kristalles von zahllosen kleinen Kriställchen anderer Form durchsetzt ist. Nach einiger Zeit entstehen dann sowohl an der Oberfläche der Kristalle wie in deren Umgebung unzählige hexagonale Plättchen, die unschwer als solche des schon mehrfach erwähnten Doppelsalzes $2(K_2CO_3) + 3(CaCO_3) + 6H_2O$ zu erkennen sind.

Sehr bemerkenswerte Erscheinungen zeigen sich auch bei Behandlung der Panzerkristalle mit sehr verdünnten Säuren. Läßt man sehr verdünnte Essigsäure zufließen, so bildet sich eine blasse, nicht mehr doppeltbrechende und etwas granulierte Rindenschicht, die in der Folge immer mehr nach innen greift, so daß bald nur ein kleiner, länglich-runder doppeltbrechender Kern vorhanden ist, der nun inmitten des noch von unregelmäßigen Flächen begrenzten Kristalles liegt, dessen Hauptmasse dann in der Regel eine sehr deutliche konzentrische Schichtung zeigt, wobei die Schichtlinien im gewöhnlichen Lichte auffallend dunkel erscheinen (Fig. 216a). Diese Schichtung erhält sich bei sehr langsamer Säurewirkung

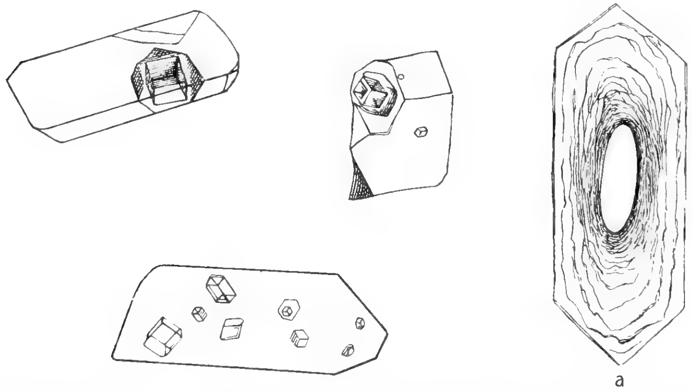


Fig. 216. Kristalle aus wasserhaltigem kohlensauren Kalk ($CaCO_3 + 6H_2O$), drei davon mit Höhlenbildungen, in welchen Rhomboëder liegen. a Nach Behandlung mit sehr verdünnter Essigsäure; im Innern liegt noch ein unveränderter doppeltbrechender Kern, umgeben von konzentrischen Schichten organischer Substanz. (Nach Biedermann.)

auch dann noch, wenn schon der letzte innerste Kern doppeltbrechender Substanz eingeschmolzen ist und der Kristall zwischen gekreuzten Nicols bei jeder Lage dunkel bleibt. In der Regel beginnt aber schon früher wieder vom Rande her eine Aufhellung der Kristallmasse, die nun vollkommen homogen und zugleich äußerst schwach lichtbrechend erscheint. Bei Anwendung stärkerer Säurelösungen spielt sich der ganze Vorgang unter lebhafter Gasentwicklung so rasch ab, daß man immer in Zweifel bleibt, ob ein in Säure unlösliches „Stroma" übrig bleibt oder nicht. Viel geeigneter als Essigsäure erwies sich mir verdünnte Chromsäure. Hier bleibt die Schichtung prachtvoll erhalten und ebenso auch die Form des ganzen Kristalles. Man kann solche Kristallskelette dann auch in Glyzerin aufbewahren, ohne daß sie sich weiter verändern. Bütschli hat diese meine Angaben offenbar nicht nachgeprüft, sonst würde er sich von der wirklichen Existenz einer organischen Grundlage der Panzerkristalle gewiß überzeugt haben. Unschwer gelingt es das „Stroma"

zu färben und ich fand besonders eine mit Essigsäure schwach angesäuerte Lösung von Säurefuchsin sehr geeignet. Nimmt man zu dem Versuch größere Kristalle, so bleibt nach völliger Auflösung des Kalkes eine faltige membranöse Masse zurück, die kaum noch die ursprüngliche Form erkennen läßt und sich intensiv rotviolett färbt. Sehr stark gelb gefärbte organische Skelette erhält man, wenn die Kristalle zunächst mit sehr verdünnter HNO_3 entkalkt und dann Jod-Jodkaliumlösung zugesetzt wird.

Ich hatte seinerzeit, gestützt auf die vorstehend geschilderten merkwürdigen Eigenschaften der Panzerkristalle die Vermutung geäußert, daß der Kalk im Krebspanzer wohl in Form einer komplizierten Verbindung mit organischer Substanz enthalten sei, welche dadurch ausgezeichnet wäre, daß sie sich unter den verschiedensten Umständen und vor allem auch in Berührung mit Wasser dissoziiert, wobei sich (niedere Temperatur vorausgesetzt) jene Kristalle ausscheiden, die nun auch ihrerseits wieder sehr unbeständig sind und dann einfachen kohlensauren Kalk liefern. Nachdem nun durch Agnes Kelly und Bütschli festgestellt ist, daß der Kalk im Krebspanzer (sowie bei manchen anderen Arthropoden) amorph ist, lag es nahe, die Bildung jener Kristalle einfach auf eine Umwandlung des amorphen Calciumkarbonates unter dem Einfluß des Wassers zu beziehen. Bütschli glaubte denn auch anfangs in der Tat einen solchen Vorgang nachgewiesen zu haben, indem er beobachtete, „daß der getrocknete sogenannte amorphe Kalk, wie er durch Einleiten von CO_2 in Zuckerkalklösung bei niederer Temperatur erhalten wird, sich beim Stehen unter Wasser bei niederen Temperaturen in die Kristalle von $CaCO_3 + 6 H_2O$ verwandle". Es hat sich jedoch später herausgestellt, daß die Fällung durch CO_2 in Zuckerkalklösung keineswegs reiner amorpher Kalk ist, sondern möglicherweise eine Verbindung von $CaCO_3$ und Zucker. Es gelang ihm auch nicht, aus wirklich amorphem Kalk mit einer Eiweißgrundlage (vgl. oben) in Wasser von 0^0 die gewünschten Kristalle darzustellen. „Der $CaCO_3$ schied sich vielmehr stets in stäbchenartigen bis ovalen feinen Gebilden ab." „Als dagegen Kalkalbuminat, das durch anhaltendes Zusammenreiben von Hühnereiweiß mit gelöschtem Kalk, bis zur Bildung einer steifen Gallerte, hergestellt war, in Wasser von 0^0 gehalten wurde, hatten sich in 24 Stunden reichlich Kristalle von $CaCO_3 + 6 H_2O$ gebildet, daneben war aber auch ziemlich viel $CaCO_3$ als Kügelchen abgeschieden. Bütschli ist daher jetzt auch mehr geneigt, den wasserhaltigen Kalk aus „der Zersetzung einer Verbindung von $CaCO_3$ mit organischer Substanz" hervorgehen zu lassen, „worauf ja auch die Natur der Fällung, welche durch CO_2 in Zuckerkalklösung hervorgerufen wird, hinweist". Welcher Art diese Verbindung ist, darüber lassen sich zurzeit kaum Vermutungen äußern. Man wird natürlich in erster Linie an das Chitin selbst denken.

Man muß freilich berücksichtigen, daß der Kalk nicht gleichzeitig mit dem Chitin von den Zellen der Matrix abgeschieden wird, denn bekanntlich ist nach jeder Häutung der junge Panzer ganz weich und biegsam und erhärtet erst allmählich, auch fand Weiske bei der Analyse eines solchen nur Spuren von Kalk. Es erscheint daher wenig wahrscheinlich, daß eine Chitinkalkverbindung wesentlich beteiligt ist, vielmehr liegt es nahe, in den Gewebssäften, bzw. im Blute selbst organische Kalkverbindungen zu vermuten, mit welchen der

junge kalkfreie, sonst aber fertige Panzer infiltriert wird. Auch ist es ja bekannt, daß die sogenannten „Krebssteine“ um diese Zeit aus dem Magen der Tiere verschwinden und offenbar aufgelöst und resorbiert werden, um für den erhärtenden Panzer Kalkmaterial zu liefern. Es scheint mir nicht unwahrscheinlich, daß bei dieser sekundären Imprägnation der relativ dicken Chitinschichten, um die es sich handelt, die früher erwähnten senkrecht aufsteigenden Porenkanälchen eine wichtige Rolle spielen, indem sie das gleichmäßige Eindringen einer kalkführenden Lösung vermitteln. Es lassen sich nun in der Tat aus Crustaceenblut (*Astacus*, Hummer), wie auch aus solchem von Mollusken (*Helix*, *Anodonta*) im Winter bei niederer Temperatur Kristalle gewinnen, welche den Panzerkristallen in allen Punkten entsprechen. Dies ist um so bemerkenswerter, als der Kalkgehalt des Blutes recht gering ist. Bütschli bestimmte denselben bei *Astacus* zu 0,099 Proz. (l. c. p. 60). (Wittig, 141a hatte seinerzeit 0,26 Proz. gefunden, ein Wert, der sicher viel zu hoch ist.) Noch viel geringer ist der Kalkgehalt des Wirbeltierblutes (etwa 0,006 Proz.). Die Frage nach der Form, in welcher der Kalk sich im Blute befindet, läßt sich, wie Bütschli bemerkt, auf Grund der bisher vorliegenden Erfahrungen nicht sicher entscheiden. C. Schmidt (107) hatte seinerzeit das Vorhandensein von Kalkalbuminat angenommen, was aber kaum der Fall sein kann, weil sowohl das Blut von *Astacus* wie das von *Anodonta* keine Ausscheidung von $CaCO_3$ erkennen lassen, wenn sie mit kohlensäurehaltigem Wasser versetzt oder in eine CO_2-Atmosphäre gebracht werden. Aus schwachen Lösungen von Kalkalbuminat scheiden sich aber unter gleichen Verhältnissen stets Calcosphäriten aus (Bütschli). Ebenso spricht wenigstens das Verhalten des Krebsblutes auch gegen die von Fürth (29a) vertretene naheliegende Meinung, daß der Kalk einfach als saurer kohlensaurer Kalk gelöst sei. Jedenfalls dürfte er sich aber in der Hauptsache in Verbindung mit CO_2 befinden, da sich aus Muschelblut beim Eintrocknen beträchtliche Mengen von Sphäriten absetzen, was allerdings beim Krebsblut nicht der Fall ist. Bütschli betont auch das Vorhandensein von karbaminsaurem Kalk, zumal die Gegenwart von Ammoniak im Blute nachgewiesen ist. Behandelt man das eingetrocknete Krebsblut mit Wasser, so findet sich der Kalk wieder in der Lösung (Bütschli). Beim Kochen verhalten sich beide Blutarten ebenfalls verschieden. Das Muschelblut gerinnt nicht, trübt sich aber unter Abscheidung von kleinen Calcitrhomboëdern, während das Krebsblut sofort gerinnt aber keine Spur von abgeschiedenem $CaCO_3$ erkennen läßt; die abfiltrierte Flüssigkeit dagegen gab bei Zusatz von etwas Na_2CO_3 kleine Körnchen von $CaCO_3$. Es blieb also ein beträchtlicher Teil des Kalkes beim Kochen in Lösung. Bütschli, dem ich die vorstehenden Angaben entnehme, hält es nicht für ausgeschlossen, „daß der in so geringer Menge vorhandene Kalk einfach als amorphes Karbonat gelöst ist“.

Von großem Interesse ist das Verhalten einer von Bütschli auf Grund der Analysen von Krebsblut künstlich zusammengesetzten Flüssigkeit, welche aus 71 Teilen Wasser, 28 Teilen Hühnereiweiß, 1 Teil NaCl und 0,10 wasserfreiem $CaCl_2$ bestand. Diese Mischung gab abweichend vom reinen Eiweiß beim Trocknen eine Menge sehr kleiner negativer Calcosphäriten, woraus zu schließen, daß das zugesetzte Chlorcalcium wenigstens zum Teil eine Veränderung erfahren

haben muß. Vor allem aber scheint mir bemerkenswert, daß die Mischung im Eisschrank über H_2SO_4 getrocknet, zahlreiche Kristalle von $CaCO_3 + 6H_2O$ lieferte (wie Muschel- oder Krebsblut), welche bei der Zersetzung mit Wasser ansehnliche Sphäriten (nicht Rhomboëder) lieferten.

Faßt man alles zusammen, so sprechen, wie mir scheint, triftige Gründe zugunsten der Annahme, daß der Kalk auch im Blute nicht einfach als solcher (Karbonat oder Karbaminat) gelöst ist, sondern sich in noch nicht näher bekannter Verbindung mit organischen (Eiweiß-)Bestandteilen befindet. Da der kohlensaure Kalk auch in kolloïdaler Form bekannt ist und vielleicht gerade als solcher mit organischen Kolloïden in Wechselwirkung tritt, so wäre es in hohem Grade wünschenswert, etwas mehr über das kolloïdale $CaCO_3$ zu wissen, als zurzeit der Fall ist (vgl. Zsigmondy, 144), wo sich unsere Kenntnisse im wesentlichen auf die seiner Existenz beschränken.

Es darf nicht unbemerkt bleiben, daß die Art der Kalkeinlagerung im Crustaceenpanzer durchaus nicht in allen Fällen mit der eben geschilderten übereinstimmt. Bei Süßwasserostrakoden (*Cypris*) besteht nach Fassbinder (26) jede Schalenklappe aus zwei durch eine Kalkschicht getrennten Chitinschichten, doch soll jene ein zellenhaltiges Gewebe, vergleichbar der Knochensubstanz der Wirbeltiere, darstellen. „Betrachtet man die Oberfläche abgeworfener Schalen von *Cypris Fischeri*, *pubera* u. a. oder die ausgetrockneten Schalen getöteter Tiere, so erkennt man bei starker Vergrößerung in der Kalkschicht eigenartige Hohlräume, die sternförmig nach allen Seiten hin Ausläufer senden und durch diese mit benachbarten ähnlichen Hohlräumen in Verbindung stehen. Ihre Gestalt erinnert an die der Knochenkörperchen.“ Durch Methylenblaufärbung will Fassbinder einen protoplasmatischen Inhalt und Kern festgestellt haben. Unmittelbar nach der Häutung fehlt die Kalkschicht, so daß beide Chitinschichten sich wenigstens stellenweise berühren. Bei *Cypris pubera* konnte Fassbinder feststellen, daß die Verkalkung zuerst am freien Rande der Schalen beginnt, während die lateralen Teile und besonders die hinteren Schloßteile am längsten weich bleiben. Aus der Beschreibung des genannten Beobachters ist leider nicht zu entnehmen, wie die Kalkschicht eigentlich strukturiert ist. Er spricht von „einzelnen Kalkkristallen“, die „in verhältnismäßig weiten Abständen und in gleichmäßiger Verbreitung der Schale (von *Cypris flava*) eingelagert waren“. „Bei Tieren, die sich schon vor längerer Zeit gehäutet hatten, lagerten die Kristalle dicht beieinander. Durch fortgesetzte Anhäufung dieser kleinen Kalkmassen wird der Raum zwischen den beiden Chitinschichten ausgefüllt, bis diese straff gespannt sind und die Porenkanäle, die eine dauernde Verbindung der beiden Chitinschichten bewerkstelligen, ein weiteres Auseinanderweichen derselben nicht mehr gestatten.“ Daß die „Kalkkristalle“ nicht regellos verteilt liegen, sondern in streng gesetzmäßiger Anordnung, geht daraus hervor, daß, wie Agnes Kelly (50) fand, jede Schalenhälfte ähnlich wie die Gehäuse der *Foraminifera perforata* im polarisierten Lichte ein dunkles Kreuz, demnach sphäritischen Charakter zeigen. Es würde hier also dieselbe Struktur vorliegen wie bei vielen jugendlichen, durchsichtigen Muschel- und Schneckenschalen (Glochidien von *Anodonta*, Embryonen von *Ianthina communis*). Isolierte Bruchstücke der genannten Schalen geben nach Kelly im konvergenten polarisierten Lichte ein Achsenbild, „ein weiterer Beweis dafür, daß die Hauptachsen der Kristalle normal zur Oberfläche gerichtet sind“.

Fassbinder ist nun der Meinung, daß die sternförmigen Zellen die Kalkablagerung in der Schale besorgen. Dann müßte aber natürlich zwischen ihnen und den übrigen Geweben des Tieres eine Verbindung bestehen, die wenigstens so lange

dauert, bis die Bildung der Kalkschale beendet ist. Demgemäß soll sich „in den Sternzellen die Mündung eines von der Hypodermis ausgehenden Kanals“ finden.

Die Entstehung der „sternförmigen Zellen“ und ihre Lagerung zwischen den beiden Chitinschichten denkt sich Fassbinder so, „daß bei Bildung der inneren Chitinschicht sich einzelne Zellen von der Hypodermis ablösen; sie bleiben anfangs noch durch eine breite Brücke mit der Hypodermis verbunden, die bei zunehmender Verkalkung dünner wird und schließlich die Bildung eines engen Kanals veranlaßt“.

F. Die Absonderung des Chitins.

Solange die Anschauung vorherrschend war, daß die einzelnen Schichten des Chitinpanzers der Arthropoden völlig homogene übereinander gelagerte Lamellen darstellen, schien das Verständnis ihrer Bildung keinerlei besonderen Schwierigkeiten zu begegnen, ob man sich nun auf den Standpunkt stellt, sie als erstarrtes Sekret oder als umgewandeltes Protoplasma der chitogenen Zellschicht (der Matrix) aufzufassen. Das Problem erscheint aber sofort als ein außerordentlich verwickeltes, wenn man die zum Teil äußerst komplizierte Struktur berücksichtigt, die uns Chitinbildungen in allen den Fällen darbieten, wo sie eine erheblichere Dicke und Festigkeit erreichen; war es doch eben dieser Umstand, welcher für v. Nathusius-Königsborn seinerzeit bestimmend wurde, alle derartigen Zellprodukte gar nicht als solche, sondern als selbständig wachsende „nichtcellulare Organismen“ anzusehen.

Wenn man die verschiedenen Ansichten, welche bisher über das Wesen der Chitinbildung geäußert wurden, miteinander vergleicht, so merkt man sehr bald, daß sie sich meist in recht einseitiger Weise auf Beobachtungen über die Struktur der Cuticula nur in einem oder in einigen wenigen Fällen stützen, deren Besonderheiten dann ohne weiteres verallgemeinert werden. Im allgemeinen herrscht in der älteren Zeit die Auffassung des Chitins als eines Sekretes vor, während viele neuere Autoren mehr der Meinung zuneigen, es handle sich um ein Produkt direkter Plasmametamorphose. Was schon früher bei Besprechung der Entstehung der pflanzlichen Zellmembran über die Schwierigkeiten einer strengen und reinlichen Sonderung der Begriffe Absonderung und Umbildung gesagt wurde, gilt natürlich ganz ebenso im hier vorliegenden Falle. Nur ist es für das Chitin mangels so scharfer Reaktionen wie wir sie für die Cellulose besitzen, und da es andererseits an Objekten fehlt, die es gestatten würden, die Chitinbildung während des Lebens zu studieren, noch sehr viel schwieriger eine sichere Entscheidung zu fällen.

a) Bildung der Vertikalstrukturen.

Schon 1849 beschrieb Leydig (67) die zarte als strukturlos bezeichnete Cuticula bei *Clepsine*. „Was die Entwicklung des Häutchens betrifft“, sagt er, „so halte ich es für ein einfaches Ausscheidungsprodukt der darunter gelegenen Zellschicht. Man trifft nämlich ganz junge Clepsinen (noch am Leibe der Mutter hängend), die eben im Begriffe sind, sich zu häuten. Hat sich nun wirklich das Oberhäutchen abgeschält, so bildet bloß die Zellschicht die Begrenzung des Tieres; das homogene Oberhäutchen, welches bald nach dieser Häutung wieder auftritt, muß demnach wohl von der Zellenschicht abgesondert worden sein.“ Später hat dann Leydig diese Ansicht noch oft und für die Cuticulae der verschiedensten Würmer und Arthropoden geäußert. Ueberall findet er eine zellige Grundlage (Matrix) ent-

weder von epithelartigem Aussehen oder, „was ebenso häufig ist, die Zellinien verwischen sich und die Matrix erscheint jetzt als weiche feinkörnige Masse, in der die Zellkerne liegen“ (Syncytium). Die ersten Anfänge der Cuticula treten nach demselben Autor dergestalt in die Erscheinung, „daß die freie Fläche der nebeneinander liegenden, epithelartig selbständigen oder verschmolzenen Zellen einen homogenen hellen Saum erzeugt, der unter mannigfacher Verdickung und Erhärtung von einer weichen homogenen Haut zu einer festen Schale werden kann“. Auch die bei Würmern und Arthropoden so häufigen Haare, Stacheln und Schuppen nehmen nach Leydig ihren Ursprung von der Matrix her, „indem letztere entweder fadig auswächst, wobei der fadige Ausläufer dem Territorium einer einzigen Zelle entspricht, oder es erheben sich, wenn es sich um die Bildung eines starken Haares oder Stachels handelt, mehrere Zellbezirke zu einer Papille, durch deren Abscheidung das Haar oder der Stachel zustande kommt“.

„Die von der Matrix gelieferte homogene Substanz (Cuticula) zeigt sehr allgemein, sobald sie eine gewisse Dicke erreicht hat, regelmäßige parallele Schichtungsstreifen, entweder rein wagrecht oder dem Relief der Cuticula entsprechend in Wellenlinien. Ebenso ist es ein sehr allgemeiner Charakter der Cuticularbildungen, daß sie von senkrechten Kanälchen durchsetzt werden, die nach Größe und Form sehr verschieden sind. Die einen stellen die sogenannten Porenkanäle dar; sie sind in zahlloser Menge vorhanden und so fein, daß sie auch bei starker Vergrößerung nur als zarte Striche gesehen werden, bei der Flächenansicht nehmen sie sich wie dunkle Punkte aus.“ Neben diesen feinen Kanälchen finden sich vielfach auch dickere namentlich an Stellen wo Haare aufsitzen. Leydig hat auch bereits ganz richtig bemerkt, daß alle diese Kanälchen nicht wirklich hohl, sondern von Fortsätzen der Matrix ausgefüllt sind und knüpft daran eine Betrachtung über die wahrscheinliche Entstehung der Porenkanäle. Er führt sie auf „Lücken oder Hohlräume zurück, welche innerhalb der geschichteten Cuticula zur Aufnahme eines solchen Fortsatzes der Matrix ausgespart bleiben“ und nimmt an, „daß die Zellen oder Zellenbezirke in Härchen auswachsen, wie die Flimmerzellen; die sich absetzende Cuticularsubstanz kann nur zwischen den Härchen Platz nehmen und diese umschließen“. Später schwinden oft diese Fortsätze und die Kanälchen erscheinen dann mit Flüssigkeit oder mit Luft gefüllt. Man sieht, daß Leydig an der Vorstellung einer Sekretion des Chitins festhält, wobei aber im Falle des Vorhandenseins von Porenkanälen das Sekret die Zwischenräume der letzteren, bzw. der in ihnen ursprünglich enthaltenen Plasmafasern ausfüllen soll. Daß er aber auch an eine direkte Umwandlung des Plasmas in Chitin dachte, geht aus der Bemerkung hervor, daß es Fälle zu geben scheint, „wo die Porenkanäle der Cuticula schon in einem röhrigen Bau des Protoplasma gewissermaßen vorgebildet sind“. Dabei wird vorausgesetzt, daß die Chitinmasse in Richtung der Fläche von homogener Beschaffenheit ist. Als dann später (zuerst an der Cuticula gewisser Anneliden) eine faserige Struktur der einzelnen Schichten nachgewiesen wurde, äußerte sich Leydig noch recht skeptisch. Es ist anzuerkennen“, sagt er, „daß das Bild sich so ausnimmt, als ob gekreuzte Faserlagen die Cuticula zusammensetzten. Allein ich vermag mich

nicht zu überzeugen, daß die Linien der Ausdruck von wirklichen einzelnen für sich bestehenden Fasern sind. Vielmehr meine ich zu erkennen, daß die Fäden nur Verdickungen von homogenen Substanzlagen vorstellen, und dadurch auch das dunklere Aussehen gewonnen haben“ (72).

In seiner vortrefflichen Arbeit über die Häutung der Krebse, auf welche noch zurückzukommen sein wird, betrachtet auch Braun (13) den Chitinpanzer als eine vom unterliegenden Epithel abgesonderte Cuticularbildung; auch bezüglich der Frage nach der Entstehung der Porenkanälchen schließt er sich Leydig völlig an und glaubt auch die fadenförmigen Zellfortsätze gesehen zu haben, um welche sich jene bilden sollen. Sehr unentschieden äußert sich Huxley (47a) in seinem berühmten Buche „Der Krebs“. Er erklärt zwar den Panzer als eine Cuticularbildung der Matrixzellen, läßt es aber dahingestellt, ob dieselbe durch Absonderung oder — was er für wahrscheinlicher hält — durch eine chemische Metamorphose der oberflächlichen Zone der Zellkörper zu Chitin entsteht. Diese letztere Meinung fand einen sehr entschiedenen Vertreter in Tullberg (125). An einem Hummer, welcher eben den Panzer abgeworfen hatte, fand er die chitinogene Zellschicht aus Elementen gebildet, deren Längenausdehnung senkrecht gegen die noch ganz weiche, nicht voll entwickelte Cuticula vielmal größer war, als ihre Breite (l. c. Taf. I, Fig. 5). Als eine hinsichtlich der Schalenbildung wichtige Eigentümlichkeit dieser Zellen gilt ihm eine deutliche Streifung ihrer äußeren Enden, welche der der darüber liegenden Chitinschichten ähnlich ist: „Jede Zelle teilt sich an ihrem oberen Ende in eine Anzahl von Fasern und obgleich ich nicht imstande gewesen bin, einen Zusammenhang zwischen ihnen und den Fasern (resp. Porenkanälchen) des Chitins bestimmt wahrzunehmen, so dürfte man wohl als sicher annehmen können, daß die Fasern „des Chitins von diesen in den Zellen gebildeten ihren Ursprung nehmen“. Tullberg schließt daher, daß das Chitin des Hummerpanzers von diesen aus den chitinogenen Zellen hervorwachsenden Fasern und von einer (homogenen) Zwischensubstanz gebildet wird, „die auch aus diesen Zellen entstehen muß, da keine besonderen Drüsenzellen zwischen ihnen vorhanden sind“, eine Auffassung, die, wie man sieht, der von Leydig geäußerten im wesentlichen entspricht. Nur läßt er die Zwischenmasse direkt aus dem Plasma hervorgehen; über die Beziehungen der Fasern zu den Porenkanälen, die als Kunstprodukte gedeutet werden und „wahrscheinlich beim Trocknen der Schale entstehen“, ist Tullberg offenbar nicht klar geworden, während Leydig die Sache im wesentlichen schon ganz richtig auffaßte. Konsequenterweise kam Tullberg zu der irrigen Meinung, der Krebspanzer bestehe in der Hauptsache aus vertikal stehenden Fasern und einer homogenen Zwischensubstanz, während in Wirklichkeit gerade die letztere faserig strukturiert ist, wobei die Richtung des Faserverlaufes ganz vorwiegend eine horizontale ist.

Nils Holmgren (44—46), der sich neuerdings mit dem Problem der Chitinbildung beschäftigt hat, spricht von Tullbergs Auffassung als von „einer danach vielmal bestätigten Tatsache“ und bemüht sich seinerseits, diese Lehre durch Beobachtungen zu stützen. Als Material für seine Untersuchungen dienten die Eileiter, die Spermatheken-

gänge und die Scheiden gewisser Fliegen (*Musca, Sarcophaga*). Unter der geschichteten, am Querschnitt schwach vertikal gestreiften Cuticula der Scheide liegen die chitinogenen Zellen, deren Plasmakörper fädig erscheint (Fig. 217a). Vom Eisenhämatoxylin wird der letztere bis auf eine dünne Schicht unterhalb der Chitindecke dunkel gefärbt. In diese dünne Schicht, die sich mit Kongorot intensiv färbt, sieht man die Zellkörperfibrillen eindringen, wo sie eine Chitinmetamorphose erleiden sollen. Nach einem anderen Modus erfolgt die Entwicklung der Cuticula nach HOLMGREN in den Ausführungsgängen der Samenkapseln. Hier erscheint die dicke Chitinschicht „aus dicht aneinander gestellten dünnen Chitinsäulen oder -fäden zusammengesetzt", welche in der Weise entstehen sollen, „daß die Filarsubstanz des Zellkörpers distalwärts chitinisiert" (Fig. 217b). Der Unterschied

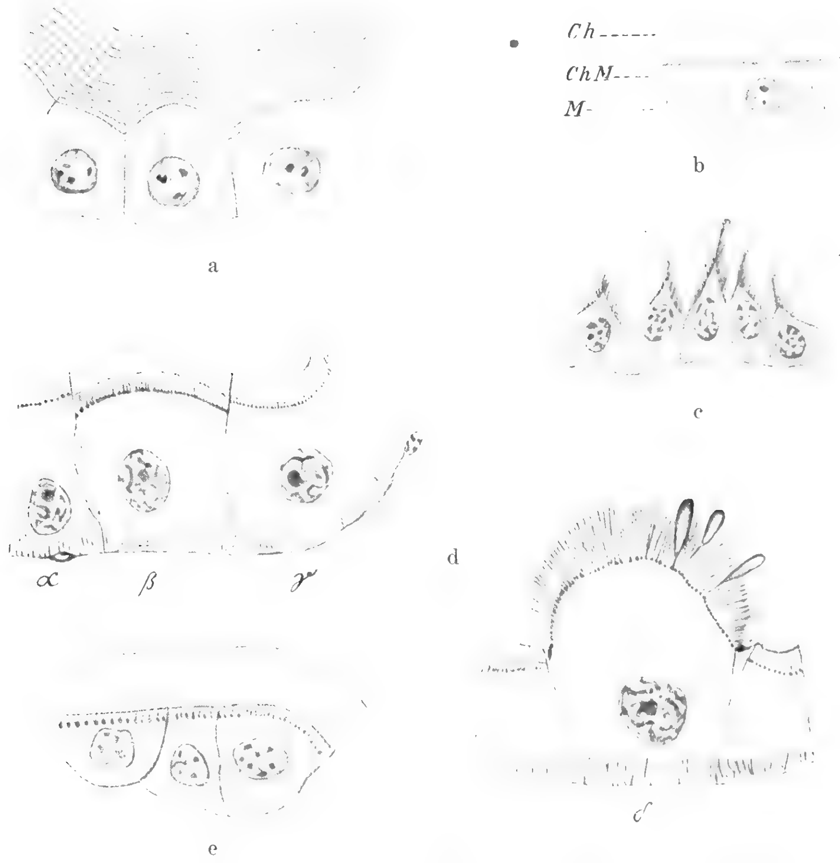


Fig. 217. a Chitinmatrixzellen aus der Scheide von *Sarcophaga*. b Ebensolche aus den Ausführungsgängen der Samenkapseln. *Ch* Chitinschicht; *ChM* chitinisierter Teil der Matrixzellen; *M* Matrixzellen. c Ebensolche aus dem medialen Eileiter von *Musca vomitoria*. d Darmzellen einer *Chironomus*-Larve im Querschnitt. α) Junge „noch nicht sekretorische" Zelle. β) Noch weiter vorgerücktes Stadium der Zelltätigkeit. Die Basalkörperchen zu Fäden ausgezogen. γ) Zelle in „einer sekretorischen Prophase". Die Basalkörperchen gestreckt. δ) Eine Zelle in voller Sekretion. Die Säulchen des Saumes auseinander gesprengt und flimmerähnlich geworden. e Chitinogene Zellen aus der Scheide von *Sarcophaga* (vergl. a). (Nach N. HOLMGREN.)

zwischen dieser und der vorigen Art der Chitinbildung wäre demnach, „daß hier keine Lamelle von den Matrixepithelien abgegrenzt wird, sondern die Zellen chitinisieren allmählich“. Wieder in anderer Weise soll der Prozeß der Chitinbildung im Eileiter der Fliegen verlaufen. Das Matrixepithel besteht in diesem Falle aus kegelförmigen Zellen mit gegen das Lumen des Kanales lang ausgezogenen Spitzen. Diese letzteren bilden in der strukturlosen Chitinschicht Kanäle; der Zellkörper ist auch hier fädig, und die Fäden setzen sich teils in die Kanäle hinein fort, teils breiten sie sich pinselförmig seitlich aus (Fig. 217c). Das Chitin, das zwischen diesen Fäden gelegen ist, betrachtet Holmgren „als ein Absonderungsprodukt dieser Zellbestandteile“. Gerade deshalb sei es auch strukturlos. Man wird zugeben müssen, daß es wenig wahrscheinlich ist, daß in drei, noch dazu recht nahestehenden Fällen, die Chitinbildung in so ganz verschiedener Weise erfolgt, zumal Holmgren in einer anderen aus demselben Jahre stammenden Arbeit seine Anschauungen ganz wesentlich modifiziert hat und das Chitin nun extracellular entstehen läßt.

Er statuiert jetzt, gestützt auf Beobachtungen an dem vertikal gestreiften Cuticularsaum der Zellen des Mitteldarmes bei Insekten, eine vollkommene Analogie mit dem Härchenbesatz von Flimmerzellen. Schon Leydig hatte an der Cuticula im Darme von Raupen gesehen, daß der von „Porenkanälen“ durchsetzte Cuticularsaum nach Einwirkung von Wasser „sich in einen anscheinenden Haarbesatz umändert“, und schloß daraus, wie schon früher bemerkt wurde, „daß die betreffenden Zellen in Härchen auswachsen, wie die Flimmerzellen. Die sich absetzende Cuticularsubstanz kann nur zwischen den Härchen Platz nehmen und diese umschließen“. Holmgren dreht nun die Sache insofern um, als er die „Härchen“ selbst sich in Chitin umwandeln läßt.

Bei *Chironomus*-Larven findet er den Cuticularsaum junger „noch nicht sekretorischer“ Darmepithelzellen „aus feinen Chitinsäulchen“ zusammengesetzt (Fig. 217d*a*), die sich „durch Epithelialfibrillen intracellular fortsetzen“ und an der Basis je ein kleines stark färbbares Körperchen erkennen lassen (entsprechend den sogenannten Blepharoblasten der Flimmerzellen). Diese erscheinen bei ein wenig älteren Zellen (Fig. 217dγ), die sich in einer sekretorischen Prophase befinden, etwas in die Länge gestreckt und entwickeln sich nach und nach zu fädigen Gebilden, deren Basalteil punktförmig verdickt ist. Mit den Chitinsäulchen stehen sie anscheinend in Zusammenhang. Bei dem Sekretionsakte werden die Säulchen des Saumes auseinandergesprengt und sehen dann einem Cilienbesatz sehr ähnlich (Fig. 217dδ). Hat sich schließlich der Stäbchensaum ganz abgelöst, so soll er durch die Fäden der basalen Körper restituiert werden. „Anfänglich sind diese Fäden wenig widerstandskräftig; sie chitinisieren aber sehr bald und werden durch ein mehr weniger chitiniges Sekret verklebt. Es wird also der Stäbchensaum aus den basal gelegenen Körperchen gebildet.“ Holmgren nimmt also jetzt an, daß die flimmerhaarähnlichen Plasmafortsätze nicht nur selbst in Chitin verwandelt werden, sondern außerdem noch durch sezerniertes Chitin „verklebt“ werden. So deutet er auch (46) den dicken vertikal gestreiften Cuticularsaum der Mundschildcuticula von *Chaeto-*

derma, während er die „gänzlich strukturlose“ (? B.) Körperhautcuticula „als ein wahres Ausscheidungsprodukt der Matrixzellen“ betrachtet; doch sollen vereinzelt „abweichende Hypodermiszellen“ vorkommen, die an der Peripherie eine Reihe durch Eisenhämatoxylin sich schwärzender Körperchen erkennen lassen, „von welchen nach außen ein Büschel von cuticularisierten Fäden ausgeht“, die er als „cutinisierte Cilien“ deutet. Wie wenig eine solche Auffassung in anderen Fällen paßt, zeigen recht klar Beobachtungen, welche PLOTNIKOW (93) an der Cuticula mancher Raupen (Fig. 218) machte. Hier finden wir büschelförmige Plasmafortsätze, welche in der Ein- oder Mehrzahl von den Hypodermiszellen entspringen und die Cuticula durchsetzen. In bezug auf die Frage der Chitin b i l d u n g schließt sich übrigens PLOTNIKOW durchaus HOLMGREN an, indem er annimmt, „daß das Chitin zuerst zwischen den Fortsätzen der Hypodermiszellen sich ablagert — man kann also diese Substanz für ein Absonderungsprodukt des Hypoderma erachten —; andererseits aber verlieren die Fortsätze der Hypodermiszellen distalwärts allmählich ihre Färbbarkeit: das weist darauf hin, daß die Cuticularsubstanz auch ein Umwandlungsprodukt des Protoplasmas sein kann.“

Das Wesentlichste aller dieser Beobachtungen scheint mir die Tatsache zu sein, d a ß e s (e i n s c h i c h t i g e) C h i t i n a b l a g e r u n g e n v o n c u t i c u l a r e m C h a r a k t e r g i b t, w e l c h e e i n e g a n z u n-

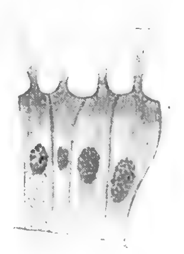




Fig. 218. a Teil eines Querschnittes durch die Haut der Raupe von *Bombyx mori* bei der 4. Häutung. b Eine Zelle aus der Haut einer *Syrphiden*-Larve. (Nach PLOTNIKOW.)

v e r k e n n b a r e S t ä b c h e n s t r u k t u r b e s i t z e n, u n d m e h r s c h i c h t i g e, b e i w e l c h e n d i e e i n z e l n e n L a g e n v o n e i n z e l n e n o d e r z u B ü s c h e l n v e r e i n i g t e n P l a s m a f o r t s ä t z e n d e r B i l d u n g s z e l l e n (H y p o d e r m i s) s e n k r e c h t d u r c h s e t z t w e r d e n. Auf eine Stäbchenstruktur wiesen ja schon die alten Beobachtungen LEYDIGS hin, und weitere Beispiele liefern die Flügeldecken vieler durch prächtige Schillerfarben ausgezeichneten Käfer, wo ich die „Stäbchen“ der äußersten Chitinlage durch Mazerationsmittel völlig voneinander isolieren konnte. Gerade hier zeigt sich auch sehr klar, daß nur die ä u ß e r s t e, zuerst abgeschiedene Chitinlage durch eine typische Stäbchenstruktur ausgezeichnet ist, während alle später gebildeten Schichten einen davon ganz abweichenden Bau besitzen, und zwar Porenkanälchen bezw. vertikale Plasmafasern, aber keine Spur von „Stäbchen“ erkennen lassen.

Es scheint HOLMGREN entgangen zu sein, daß ganz ähnliche Stäbchenbildungen auch bei Entstehung von C e l l u l o s e membranen bezw. bei Anlegung einer neuen Verdickungsschicht in einer ganzen

Anzahl von Fällen beobachtet worden sind (vergl. oben p. 385), ohne daß man hier von Cilien oder Blepharoblasten sprechen könnte. Ob solche Körperchen, wie sie Holmgren an der Basis der Stäbchen in seinen Fällen beschrieben hat, immer vorkommen, erscheint mindestens fraglich, wie dem aber auch sein möge, die Berechtigung zu der Schlußfolgerung, daß „alle vertikal gestreiften Chitinbildungen, einschichtige wie mehrschichtige (wenigstens bei den Insekten), morphologisch und phylogenetisch nichts als starre chitinisierte und verklebte Flimmerhaare sind", kann ich nicht anerkennen. Holmgren übersieht dabei eben, daß die „vertikale Streifung" von Chitinhäuten in ganz verschiedener Weise zustande kommen kann, indem entweder Chitinstäbchen durch ein homogenes Bindemittel miteinander verkittet sind — und das sind die Fälle, welche den Ausgangspunkt der Betrachtungen Holmgrens bilden — oder (wie hauptsächlich am Crustaceenpanzer) es handelt sich um an sich horizontal gefaserte Chintinschichten, welche von vertikalen Porenkanälchen durchzogen werden, die sich um allerdings cilienartige Zellfortsätze bilden, später aber oft mit Luft füllen. In beiden Fällen hat man, glaube ich, das Recht, von einer Chitinabsonderung zu sprechen. Der Ausdruck „Chitinisierung" im Sinne einer direkten Umwandlung plasmatischer Teile in Chitin wird, wie schon mehrfach hervorgehoben wurde, am besten ganz vermieden, denn es liegt weder morphologisch ein zwingender Grund vor, faserige Strukturen irgendwelcher Skelettsubstanzen auf eine entsprechende Anordnung protoplasmatischer Gebilde zurückzuführen, noch erscheint es vom chemischen Standpunkte aus zulässig, von einer direkten Umwandlung des Plasmas in Cellulose oder Chitin zu sprechen (vergl. oben p. 387). Vielmehr wird man immer einen Vorgang voraussetzen müssen, der sich prinzipiell nicht von einem typischen Sekretionsprozeß unterscheidet, wenn sich derselbe auch innerhalb räumlich umgrenzter Gebiete oder Bezirke einer Zelle abspielt. Man denke nur an die Bildung von Fermenten in ursprünglich als Differenzierungen aus dem Plasma entstehenden „Granulis" oder an die Ablagerung von Fett auf der Basis ähnlicher Gebilde. Ersterenfalls pflegt man von Sekretion zu sprechen, es steht aber nichts im Wege, auch die Fettablagerung oder die Bildung von Eiweißkugeln oder Kristalloïden in Proteïnkörnern in gleicher Weise aufzufassen, ja es bedarf meiner Ansicht nach der Begriff „Sekretion" sehr dringend einer solchen Erweiterung. Man muß eben aufhören nur Lösungen als Sekrete zu betrachten, sondern sich erinnern, daß aus abgesonderten Lösungen sich auch feste Stoffe entweder innerhalb oder außerhalb einer Zelle niederschlagen können, wobei ein an und für sich geformtes Substrat (z. B. ein Granulum, ein Proteïnkorn) als cellulares Absonderungsorgan entweder vorhanden sein oder auch fehlen kann. Von diesem Standpunkte aus stehe ich nicht an, Stärke, Glykogen oder Fett als Zellsekrete ganz ebenso zu bezeichnen, wie etwa in anderen Fällen Kalk, Kieselsäure, Cellulose oder Chitin.

Daß eine Verallgemeinerung der Vorstellungen, welche Holmgren für die Chitinbildung bei den Insekten zu entwickeln versuchte, in der großen Mehrzahl der Fälle überhaupt gar nicht diskutierbar ist, geht, wie mir scheint, zur Genüge aus den oben beschriebenen histologischen Befunden an den Skeletten von Käfern hervor, so daß sich

eine weitere Kritik wohl erübrigt. Demungeachtet sind aber die Beobachtungen Holmgrens von Interesse, weil sie weitere Beispiele für die große Bedeutung liefern, welche in vielen Fällen vertikalfaserigen Fortsätzen oder Differenzierungen der Matrixzellen bei der Chitinablagerung zukommt. Ein sehr interessantes Beispiel in dieser Richtung liefern namentlich auch die merkwürdigen Vorgänge bei der Häutung der Crustaceen.

Die Häutung der Krebse hat schon seit alter Zeit die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gezogen; bereits 1712 und 1718 berichtete Réaumur der Pariser Akademie über seine diesbezüglichen Beobachtungen (94, 95). Sie wurden fast wörtlich reproduziert von Bose und Milne Edwards (Hist. nat. des Crustacées, T. 1), ohne daß dieselben Neues hinzufügten. Auch die Angaben von J. Couch und Jones Th. Rymer (19, 101—103) sind nur eine Bestätigung und weitere Ausführung der Befunde Réaumurs. Die Frage nach dem Ursprung der neuen Schale hat wunderbare Deutungen aufkommen lassen; man sprach von einem „milchigen Safte“, auf dem sich die Schale bilde, wie Rahm auf der Milch. Man wußte freilich damals noch nichts von Zellen und ihrem Leben. Erst K. E. v. Baer (3) gibt 1834 von der Häutung des Magens an, daß der innere Magenpanzer zusammengefallen im alten Magen liege, der aber rasch auf seiner ganzen Innenfläche eine neue Oberhaut erhält. Wenn nun auch damals v. Baer die beiden Häute des Magens (die innere leblose und äußere lebendige) nicht in unserer heutigen Auffassung erkennt, so spricht er doch deutlich aus, daß die innere Schicht, deren Struktur er noch nicht kennt, abgesondert wird. Später hat Haeckel (37) auf die Wichtigkeit der Häutung für das Verständnis der Cuticularbildungen aufmerksam gemacht, ohne jedoch eigene Untersuchungen anzustellen.

Ueber die makroskopischen Vorgänge verdanken wir, abgesehen von den schon erwähnten älteren Befunden Réaumurs u. a. Chantran (16, 17) ausführliche Angaben. Aus zahlreichen Beobachtungen konstatiert er, daß die Zahl der Häutungen nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei am größten ist, daß dieselbe mit der Abnahme des Wachstums ebenfalls abnehme und bei den Geschlechtern verschieden sei. Ueber den Vorgang der Abwerfung des Panzers selbst mögen noch einige Angaben nach der Beschreibung Vitzous (128) folgen. Er verläuft etwas anders bei lang- und kurzschwänzigen Krebsen. Bei ersteren entsteht immer zunächst ein Riß in dem nicht verkalkten Integument zwischen dem hinteren Rand des Cephalothorax und dem 1. Glied des Hinterleibes. Das Tier (Hummer) wird dann unruhig und wirft sich plötzlich auf die Seite. In dieser Lage werden nun kleine Bewegungen mit den Beinen, Fühlern und dem Hinterleib ausgeführt. Man sieht währenddessen, wie der nur noch vorn festhängende Panzer sich überall abhebt, wie die Augen- und andere Kopfanhänge sich aus ihrer alten Hülle lösen, ebenso auch die Beine etwa zur Hälfte herausgezogen werden; immer noch in Seitenlage werden endlich die Beine, Kiemen, Antennen und Scheren ganz befreit, während inzwischen der Brustpanzer sich so abgehoben hat, daß er nahezu einen rechten Winkel mit dem Cephalothorax des Tieres bildet. Mit einem raschen plötzlichen Sprung nach vorn befreit der Krebs endlich auch den Hinterleib von seiner starren alten Hülle, womit die Häutung beendet ist. Der abgeworfene Panzer liegt nun so gut erhalten

neben dem noch weichhäutigen Tier, daß man zwei Exemplare vor sich zu haben glaubt. Gleichzeitig mit der äußeren Chitinhülle wird auch die innere Chitinbekleidung des Magendarmkanales bei jeder Häutung abgeworfen und man findet sie stets dem leeren Panzer anhaften. Bei allen Decapoden erfolgt die Entleerung der abgelösten Chitinhülle des Oesophagus und des (Kau-)Magens nach außen durch den Mund. Die Tatsache der „Magenhäutung" beim Krebs war schon van Helmont (1648) bekannt und wurde in der Folge von vielen Forschern untersucht. Die Chitindecke des Darmes bleibt mit dem Exoskelett am After in Verbindung und wird durch diesen nach außen befördert. Auch die „Chitinsehnen" der Muskeln und die fast ganz geschlossene, gegliederte Chitinröhre, welche das Bauchmark umschließt, werden mit dem Panzer abgeworfen.

In ziemlich rasch aufeinander folgenden Zeiträumen häutet sich *Asellus aquaticus* (Hankó, 39). „Er streift seine Haut immer in zwei Teilen ab. Der Chitinpanzer platzt in der Mitte des Körpers, gewöhnlich zwischen dem 4. und 5. Brustsegment, ringförmig, worauf das Tier der hinteren Panzerhälfte entschlüpft. Ist dies geschehen, entledigt es sich auch der vorderen Hälfte . . . Das intakte und wachsende Tier häutet sich in 8—30-tägigen Zwischenräumen, doch dauern die Häutungen wahrscheinlich bis zum Absterben des Tieres." Ueber die feineren Vorgänge sind wir namentlich durch schöne Untersuchungen von Wege (134) unterrichtet.

In einer sehr nahen Beziehung zum Häutungsprozeß der Krebse stehen jene allbekannten Kalkkonkremente, welche zu einer gewissen Zeit sich in der vorderen Wand der Cardiacalabteilung des Kaumagens in Gestalt zweier linsenförmigen Körper entwickeln. Es sind dies die sogenannten Krebsteine oder Gastrolithen. Ehe sich dieselben entwickeln, bemerkt man beiderseits der Einmündung des Oesophagus etwas nach innen einen runden, durch seine mehr weißliche Färbung von den übrigen gallertigen Teilen abstechenden Fleck, welcher sich auf Querschnitten des gehärteten Magens als eine flache papillenartige Erhebung (Fig. 219a—f) erweist, welche nach innen von der Chitinschicht überkleidet wird, unter welcher eine einschichtige Lage von Zylinderzellen liegt, die allmählich in die Chitinogenzellen der übrigen Schleimhaut übergeht. Innerhalb dieser Papillen beginnt dann etwa Anfang Mai (beim Flußkrebs) die Bildung der Krebssteine. „Dieselbe wird durch eine Abhebung der Chitincuticula von der darunterliegenden Zellschicht eingeleitet. Zu diesem Zweck bilden die Zellen auf ihren freien Endflächen kleine Härchen (Fig. 219e, f), worauf zwischen diesen und dem Epithel die einzelnen Schichten des Krebssteines abgelagert werden, dieselben bestehen wie die normale Intima (Cuticula) aus Chitin, das sich aber bald mit Kalksalzen imprägniert. Später, wenn die Schichten des Steines zunehmen, findet man die Härchen im Zerfall begriffen. Gleichzeitig bilden sich drüsenähnliche Einstülpungen der Epithelschicht, in welche stets ein Fortsatz des Krebssteines hineinragt (Fig. 219g, h).

Dementsprechend findet man die Unterfläche ganz junger (1 mm Durchmesser) Krebssteine in der Peripherie kranzartig mit kleinen Zapfen besetzt. Mit der allmählichen Ausbildung des Steines ändert sich die ganze Form der sezernierenden Fläche: vor Bildung des-

selben und auch noch in den ersten Stadien stellt sie, wie erwähnt, eine wallartige Erhebung der Epithelschicht des Magens auf etwas verjüngten Stiele dar (Fig. 219a). Allmählich beginnen sich die Ränder dieser Papille oder des Walles zu erheben, sie schieben sich zwischen Magenintima und Peripherie der inneren Fläche des Steines und umgreifen diesen so an seinem ganzen Rande. Das Zentrum, gegen das Mageninnere sehend, wird nur von der Intima (Cuticula) bekleidet. Der ebene Stein wall hat sich nun zu einer wirklichen Steintasche verwandelt, die in ihrer Höhlung den Krebsstein ganz umschließt (Fig. 219d), dessen eigentümliche Form sich so auch erklärt. Aus dem geschilderten Entwicklungsgang ergibt sich, daß die Gastrolithen von Chitinogenzellen abgesondert werden und daher echte Cuticularbildungen darstellen. Auch der Bau der Krebssteine aus einzelnen parallelen Lamellen, die nach Haeckel von Porenkanälen durchsetzt sind, wie der Panzer, stimmt im ganzen mit dem Bau des Panzers überein. Beim Hummer finden sich an Stelle der scheibenförmig runden Gastrolithen zwei Massen, die aus kleinen länglichen verkalkten Stäbchen zusammengesetzt sind. Beiderlei Bildungen fehlen nach Vitzou gänzlich bei allen Brachyuren. Ueber die Funktion und das weitere Verbleiben der Krebssteine sind allerlei Hypothesen aufgestellt worden. Geoffroy (1709) glaubte, sie dienten dem während der Mauser kranken Krebse nebst dem Magen zur Nahrung; K. E. v. Baer (l. c.) hält sie für Speichelsteine, zweifelt aber nicht, daß sie den Stoff zur Ablagerung des Kalkes in die Schale hergeben, da sie im Inneren des Magens nicht nur rasch an Volum abnehmen, sondern auch ihre Gestalt verändern; außerdem sähe man im Mageninhalt von frisch gehäuteten Krebsen fast immer Luftblasen, auch brause der Inhalt mit Säuren auf. Chantran gibt an, daß die Steine bei der Häutung in das Mageninnere gelangen, woselbst sie resorbiert werden. Auch Vitzou hält die Krebssteine für „une matière de réserve inorganique“, bestimmt, dem weichen Panzer des frisch gehäuteten Tieres die zur Erhärtung nötigen Kalksalze zuzuführen. Die nahen Beziehungen zwischen Krebssteinbildung und Häutung des Flußkrebses sind weitere Beweise für diese Auffassung. M. Braun unterscheidet 1) eine Vorbereitungsperiode, als welche er die Zeit der Krebssteinbildung ansieht (etwa Anfang Mai bis Mitte Juli), 2) eine Periode der Haarbildung; sowie die Krebssteine ihre Größe erreicht haben, beginnt eine Farbenveränderung des Panzers, er wird heller, grau; durch Resorption eines Teiles der Kalksalze und Aufhören seiner Ernährung wird er leicht zerbrechlich und spröde; zu dieser Zeit bilden sich in gleich zu erwähnender Weise die Haare. Endlich 3) die Periode der Panzerbildung, die mit der Häutung endet (Ende Juli und Anfang August).

Die histologischen Vorgänge bei der Panzerbildung sind ganz ähnlich jenen bei der Entstehung der Krebssteine. Wie bei der Absonderung dieser die Chitinogenzellen Cuticularborsten produzieren, so geschieht dies ebenfalls auf der ganzen Oberfläche der Hypodermis unter dem alten Panzer. Jede Zelle bekommt an ihrer gegen den Panzer gerichteten Fläche 2—5 kleine Härchen (Fig. 219i), worauf dann die Abscheidung der Lamellen des neuen Panzers darunter beginnt. Stets wird vor der Häutung nur ein Teil der Chitinschichten gebildet (etwa $^1/_3$), auch tritt bekanntlich die Verkalkung erst später ein, wobei die die Porenkanälchen zunächst

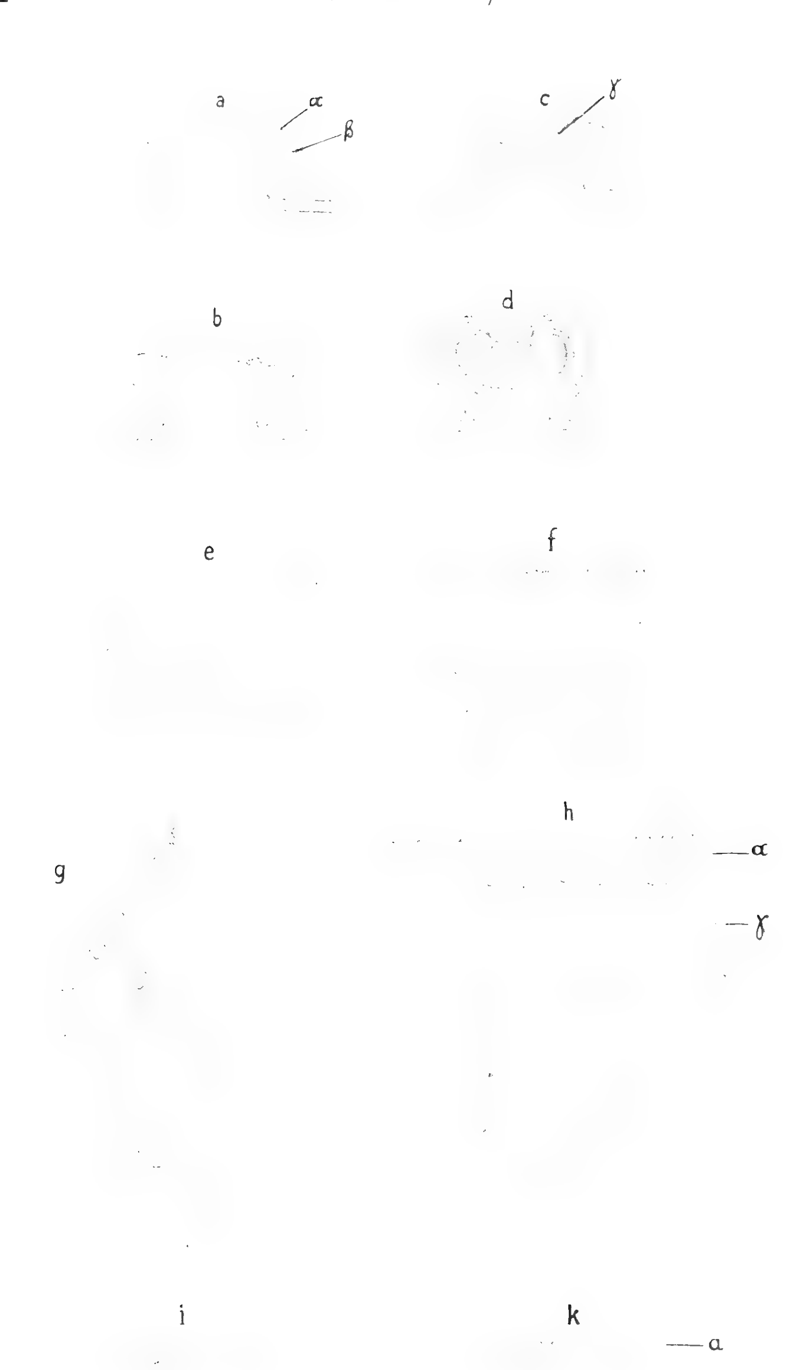


Fig. 219.

Fig. 219. a—d *Astacus*. Die verschiedenen Stadien der Umwandlung des Krebssteinwalles zur Krebssteintasche mit der Bildung des Steines schematisch dargestellt. α Chitinhaut des Magens, β Chitinogenzellen (Hypodermis), γ der sich bildende Stein. e Beginnende Absonderung der Cuticularhärchen zwischen der Cuticula und den Chitinogenzellen. f Weiteres Stadium. Zwischen die Härchen und die Chitinogenzellen sind die ersten Schichten des Steines abgesondert. g—h Weiteres Stadium: Die Härchen beginnen zu zerfallen. Die absondernde Fläche vergrößert sich durch das Auftreten einfacher follikelartiger Drüsen; bei h ragt in das Lumen der Drüse ein zackiger Fortsatz des Krebssteines. i Abscheidung von Härchen als Einleitung zur Häutung des Panzers; die Linie über den Härchen bedeutet die untere Grenze des alten Panzers. k Abscheidung des neuen Panzers (α). Die Härchen erscheinen im Querschnitt, da sie nun der Oberfläche des neuen Panzers aufliegen. (Nach BRAUN.)

ausfüllenden Zellfortsätze (BÜTSCHLIS „Säulchen") wohl eine wichtige Rolle als zuleitende und absondernde Teile spielen dürften.

Solche „Häutungshaare" (nicht zu verwechseln mit den eben genannten intracuticular gelegenen „Säulchen") werden, wie es scheint, auch ziemlich allgemein bei der Häutung der Insekten (Larven) gebildet (vergl. ESCHERICH, 25) und sind in manchen Fällen auch bei der Entstehung von Oberflächenskulpturen beteiligt. Nach PLOTNIKOW (93) zeigt die unterste (tiefste) Schicht der zum Abwerfen bestimmten Cuticula des sich häutenden Insektes eine besondere Beschaffenheit, und er ist geneigt, sie als „umgewandeltes Protoplasma" der Hypodermiszellen anzusehen (Fig. 220 A). Die Eigenschaften dieser „plasmatischen" Schicht machen „die Annahme wahrscheinlich, daß sie die Bewegungen der Hypodermis unter der Cuticula erleichtert". Die eigentliche Ablösung der alten Cuticula wird aber hauptsächlich durch Ansammlung einer Flüssigkeit unter derselben bewirkt, die als das Produkt besonderer Drüsen aufzufassen ist (VERSONsche Drüsen, Exuvialdrüsen (Fig. 220 D); vergl. VERSON, 127; TOWER, 123). VERSON hat dieselben zuerst bei dem Seidenwurm beschrieben (l. c.), E. HOLMGREN fand sie dann auch bei vielen Mikrolepidopteren-Raupen, PLOTNIKOW bei solchen von *Smerinthus, Gastropacha* u. a., ferner beim Mehlwurm (*Tenebrio*), sowie den Larven von Chrysomeliden, Coccinelliden, Tenthrediniden und von *Chrysopa*. Der Ausführungsgang dieser Drüsen durchsetzt die Hypodermis, aber nicht die Cuticula, so daß die abgesonderte Flüssigkeit zwischen beide entleert wird. Bezüglich der anatomischen Details muß ich auf die Arbeit des letztgenannten Forschers verweisen. Mit der Ansammlung des Sekretes dieser mehrzelligen Drüsen, die bis zum Abwerfen der alten Cuticula andauert, bildet sich zwischen dieser und der Hypodermis ein freier Raum für das Wachsen der Härchen (Dörnchen), und zu gleicher Zeit entsteht die neue Cuticula (Fig. 220 A, C). Nach VERSON besteht bei der Seidenraupe das Sekret der Exuvialdrüsen bis zur vierten Häutung aus einer eiweißhaltigen Lösung oxalsaurer Salze, während es bei den späteren Häutungen harnsaure Salze enthält. PLOTNIKOW machte darauf aufmerksam, daß sich der Inhalt der MALPIGHIschen Gefäße in verschiedenen Lebensperioden des Insektes ganz ähnlich verhält. Vor dem Ende der zweiten Häutung fand er bei der Seidenraupe große Mengen von Oxalatkristallen zwischen den beiden Cuticulae (Fig. 220 C). Derselbe Beobachter konnte feststellen, daß die Exuvialflüssigkeit eine Erweichung, manchmal sogar eine fast vollkommene Auflösung der alten Cuticula bewirkt. Schon BRAUN hatte gefunden, daß der alte Panzer des Flußkrebses dünner wird und an Kalk verarmt; auch bei

Diplopoden wird die Cuticula vor dem Abwerfen weich und dünner. Bei der Larve von *Tenebrio* (Mehlwurm) fand Plotnikow (l. c.) die zum Abwerfen bestimmte Cuticula mit Ausnahme der pigmentierten Außenlage und eines kleinen Teiles der übrigen Schichten gänzlich zerstört.

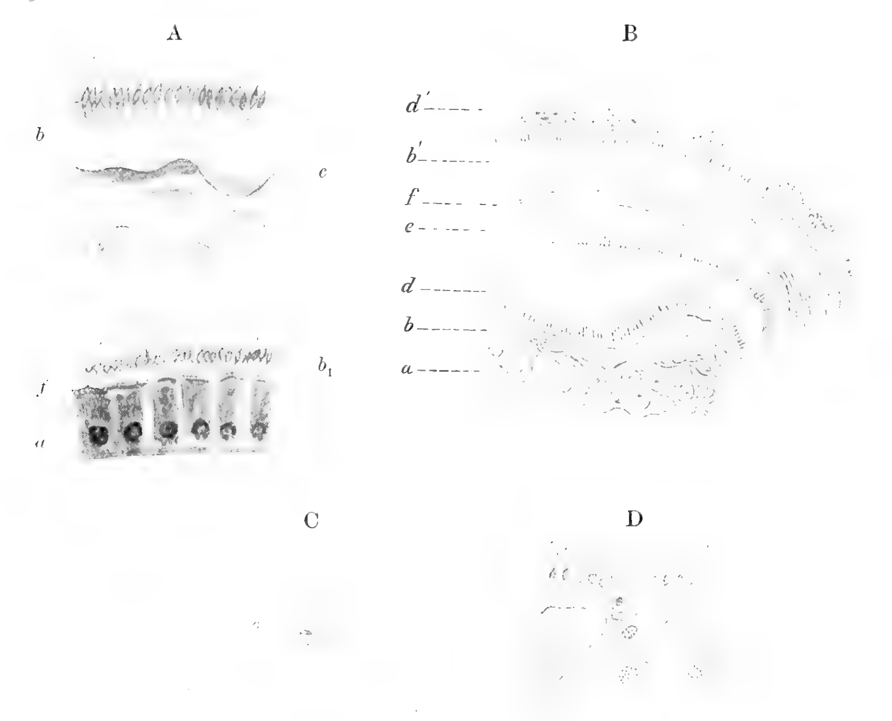


Fig. 220. Querschnitt durch die Rückenhaut der Raupe von *Ocneria dispar* bei der 4. Häutung. *a* Hypodermalzellen (Chitinogenzellen), *b* und b_1 die alte und die neue Cuticula, *c* die „plasmatische Schicht"; Fortsätze der Hypodermiszellen. B *Chamaeleo vulgaris*. Vertikalschnitt der sich ablösenden und der neuen Oberhaut vom Fußballen. *a* Stratum mucosum, *b* neues, *b'* altes Stratum corneum, *d* neue, *d'* alte „Reliefschicht", *e* „negative Reliefschicht". C Kristalle oxalsauren Kalkes zwischen den beiden Cuticulae bei der zweiten Häutung der Raupe von *Bombyx mori*. D Exuvialdrüse einer sich verpuppenden Larve von *Chrysomela* (spec.) beiderseits derselben sieht man zwei sezernierende Zellen der benachbarten Drüsen. (A, C und D nach Plotnikow, B nach R. Keller.)

Bekanntlich findet auch bei vielen Wirbeltieren (Reptilien und Amphibien) eine periodische Häutung statt, wobei die ganze Epidermis als zusammenhängende Schicht abgeworfen wird. Es ist nun von großem Interesse, daß der ganze Vorgang auch hier durch Absonderung von Cuticularhärchen eingeleitet wird, wie insbesondere die Untersuchungen von Cartier gezeigt haben (14). Es mag gestattet sein, diese Verhältnisse gleich hier mit zu erörtern. Am einfachsten gestaltet sich der Vorgang an jener durchsichtigen Fortsetzung der äußeren Haut, welche bei Schlangen in Ermangelung der Augenlider die Orbitalhöhle deckt. Diese häutige Kapsel trübt sich einige Zeit vor der Häutung, unmittelbar vor dem Ablösen der Körperhaut wird sie wieder klar. Durchschnitte durch die Kapselhaut zu jener Zeit

zeigen, daß die Oberhaut aus drei Teilen besteht (Cartier, l. c. Taf. 12, Fig. 1), Die äußerste, zum Abwerfen bestimmte Lage besteht aus der fein lamellösen Hornschicht, die keine zelligen Elemente erkennen läßt, sodann aus einem Teil des Rete Malpighii von auffallender Durchsichtigkeit. Die zweite Lage der Kapselhaut ist nur zur Häutungszeit vorhanden und fehlt sonst der Epidermis der Wirbeltiere vollkommen. Sie besteht aus zwei einfachen Lagen von großen niedrig-prismatischen Zellen, von welchen die untere eine dünne homogene Cuticularschicht ausscheidet. Der innerste Teil des Epidermisgewebes der Kapselhaut, der der Cutis aufliegt, enthält in diesem Stadium alle jene Schichten, die auch die Oberhaut der höheren Wirbeltiere bilden. Die Ablösung erfolgt nun immer so, daß die obere Zellenschicht der mittleren Partie mit dem darüber liegenden Teil der Epidermis abgeworfen wird. Fast auf der ganzen übrigen Körperfläche nimmt (bei der Ringelnatter) die cuticulare Ausscheidung der mittleren Hautpartie die Form von zahllosen kurzen biegsamen und scharf zugespitzten Borsten an von glänzender, durchsichtiger Beschaffenheit. Sie treten zuerst auf als kleine Spitzen, die an Länge allmählich zunehmen in dem Maße, als der ausscheidende Zellkörper selbst niedriger wird, und bilden sich bei der Natter wieder zurück, noch bevor die alte Haut abgestreift wird. Kolossale Dimensionen bei dauerndem Bestand erreichen diese Cuticularborsten nun bei Geckotiden (*Platydactylus*), und zwar an der Unterfläche der Zehen (Haftlappen). Diese ist bekanntlich in ein oder zwei Reihen von hintereinander liegenden Blättern geteilt, die nichts anderes sind als in der Breite der Zehen sehr ausgedehnte Schuppen. Auf derjenigen Hälfte der Schuppenoberfläche, die an den freien Rand der Schuppe stößt, stehen nun in regelmäßigen Reihen Büschel großer Haare, deren Entstehung beweist, daß sie durchaus analoge Bildungen darstellen, wie jene kleinen Borsten der Natterhaut, d. h. Cuticularbildungen bestimmter Zellen. Man sieht hier an Querschnitten mitten in der Schleimschicht der Epidermis unterhalb der freien Oberfläche der Schuppe, also hinter den auf der Oberfläche noch stehenden Haaren eingeschlossen zwischen zwei einschichtige Lagen großer Zylinderzellen, die Lage der später zum Ersatz bestimmten Haare. Dieser Fall zeigt zugleich, daß diese Cuticularhaare selbst noch wachsen, solange sie in der Haut verborgen liegen, und zwar zu ungemeiner Länge, so daß man sie innerhalb der Epidermis in verschiedenster Größe vorfindet, während sie schließlich nach der Häutung alle zu gleicher Länge ausgewachsen sind. Wie bei den Geckotiden so bleibt auch beim Chamäleon, und zwar ebenfalls an den Sohlen der Füße, ein Teil der vor der Häutung gebildeten Cuticularhärchen dauernd erhalten, als dichter Ueberzug kleiner Börstchen. Daß es sich hier wirklich um die unverändert gebliebenen Reste der im Häutungsstadium über den ganzen Körper ausgebreiteten Borstenbekleidung handelt, hat ohne von Cartiers Arbeiten zu wissen, R. Keller (49) gezeigt. Ihm zufolge passen die Härchen, deren Bedeutung als Cuticularfortsätze bestimmter Zellen ihm offenbar entgangen ist, in entsprechende kegelförmig zugespitzte Einschnitte (das negative Bild der Stacheln) der gegenüberliegenden oberen Zellenlage („negative Reliefschicht“) (Fig. 220 B). In bezug auf die Art und Weise, wie innerhalb der „Reliefschicht“ die Trennung der alten von der neuen Epidermis erfolgt,

deutet Keller die Möglichkeit an, „daß durch Quellung der negativen Reliefschicht ein seitlicher Druck auf die Stacheln der eigentlichen ausgeübt werde, deren Form als Keil angesehen werden kann, und daraus eine Bewegung in der Längsrichtung des Keiles resultiert.“

b) Bildung der Horizontalstrukturen.

Bei den bisherigen Erörterungen handelt es sich hauptsächlich um die „Vertikalstrukturen“ chitiniger Ablagerungen, wie sie an Querschnitten in so vielen Fällen teils als „Schichtung“ (im gleichen Sinne wie bei pflanzlichen Zellmembranen), teils als „Porenkanälchen“ oder „Stäbchenstruktur“ erkennbar sind. Viel größeres Interesse beanspruchen aber meiner Ansicht nach gerade mit Rücksicht auf die Frage ihrer Entstehung die Horizontal- oder Flächenstrukturen, die das vorliegende Sekretionsproblem erst in seiner ganzen Kompliziertheit vor Augen führen. Es sind die gleichen Fragen, welche sich hier wie bei Betrachtung der Mollusken-, namentlich der Gastropoden-Schalen aufdrängen: Wie kommen die oft so wunderbar regelmäßige Parallelstreifung (Faserung) und wie vor allem die so merkwürdige und auffallende Abwechslung der Faserrichtung in je zwei benachbarten Schichten zustande, Strukturverhältnisse, für welche die kreuzstreifigen Pflanzenzellhäute ein vollkommenes Analogon darbieten? Während aber bei diesen wenigstens vorläufig jede Möglichkeit einer Deutung ausgeschlossen erscheint, darf man vielleicht hoffen, daß sich zu einer solchen bei den Chitinskeletten eher Wege werden finden lassen, da die betreffenden Strukturen uns hier oft in geradezu kolossalem Maßstabe entgegentreten. Immerhin sind die Schwierigkeiten, welche sich einer theoretischen Behandlung des Problems entgegenstellen, außerordentlich groß, ja noch wesentlich größer als bei den Schneckenschalen, wo die Möglichkeit, Kristallisationsprozesse zur Erklärung mitheranzuziehen, wenigstens eine gewisse Vereinfachung gestattet. Darauf dürfte wohl auch das geringe Interesse, welches die Frage der Genese derartiger Bildungen bisher gefunden hat, zurückzuführen sein.

Kölliker (51), der von den älteren Autoren der einzige ist, der zu der Frage der Entstehung der Faserstrukturen in Chitinmembranen Stellung nahm, war der Meinung, daß dieselben „durch ein sekundäres Zerfallen des ursprünglich als weiche, homogene Masse ausgeschwitzten Chitins“ entstehen, eine Erklärung, die nach Kölliker „für alle Fasern in Cuticularbildungen Anwendung finden möchte“. Stellt man sich auf diesen Standpunkt, so bleibt wohl keine andere Möglichkeit der Erklärung übrig, als die Annahme einer nachträglichen Differenzierung durch äußere Kräfte (Druck oder Zug). Am konsequentesten hat v. Ebner (23 u. 23b) diesen Gedanken durchgeführt und die Fibrillenbildung als einen passiven Vorgang aufgefaßt, eine rein mechanisch verursachte fibrilläre Zerspaltung einer ursprünglich homogenen Substanz. Es würde demnach wohl die Bildung (Absonderung) des Chitins, nicht aber seine fibrilläre Differenzierung als eine rein cellulare, von den inneren Bildungskräften des Protoplasmas ausgehende Erscheinung anzusehen sein.

v. Ebner wurde durch Untersuchungen über die Doppelbrechung der Fibrillen des Bindegewebes auf den Gedanken gebracht, daß die Bedingung der Bildung bestimmt gerichteter Fasern aus einer kolloïdalen Substanz möglicherweise orientierter Druck oder Zug sein könne. „Da Versuche, eine kolloïdale Substanz unter orientiertem Druck oder Zug aus dem weichen in den festen Zustand übergehen zu lassen, wie sie in den lebenden Organismen vor sich gehen, künstlich nicht ausführbar waren, da wir ja überhaupt nicht wissen, welche chemisch-physikalischen Vorgänge bei der Bildung fester Teile in der Grundsubstanz stattfinden, glaubte v. Ebner, Gerinnungs- und Fällungsvorgänge kolloïdaler Substanzen unter orientierter Spannung bis zu einem gewissen Grade den Vorgängen im lebenden Organismus als vergleichbar betrachten zu können". Er brachte tierischen Schleim, Eiweiß, Gummi und Leimlösungen unter orientiertem Zug in Alkohol zur Gerinnung und erhielt auf diese Weise tatsächlich mehr oder weniger ausgesprochen fibrilläre Strukturen mit einachsiger Doppelbrechung, deren optische Achse in der Faserrichtung lag. Am besten gelangen die Versuche mit tierischem Schleim. Hier war die Faserung so deutlich, wie in einem Bindegewebsbündel mit ausgesprochener positiver Doppelbrechung. „Die Fibrillen ließen sich mit der Nadel isolieren und gleichen an Feinheit Bindegewebsfibrillen." Daß es sich bei diesen experimentell erzeugten Faserbildungen um wirkliche Fibrillen handelt, wurde später von Bütschli (11) bestritten, und v. Ebner selbst gibt zu (23a), daß vielleicht ein Teil seiner künstlichen Fasern in Bütschlis Sinne als Wabenstrukturen gedeutet werden könnte. Diesem letzteren fiel bei starker Dehnung von Fäden aus 50-proz. Gelatine, die zuvor einige Zeit in Alkohol absol. gelegen hatten, auf, „daß plötzlich eine mittlere Strecke ganz kreideweiß und undurchsichtig wurde". Da die Erscheinung auch dann eintritt, wenn die Fäden unter Alkohol gedehnt werden, so kann sie nicht von Rißbildungen und Eindringen von Luft herrühren. Bei mikroskopischer Untersuchung ergab sich, daß nur eine äußere Rindenzone der Fäden weiß geworden war, die axiale Partie dagegen hyalin und homogen verblieb. An Stellen, wo nur eine ganz dünne äußerste Schicht in dieser Weise verändert war, zeigte sich nun, daß die weißen Fadenpartien „prächtig und sehr regelmäßig schief gekreuztstreifig sind, in einer Weise, welche lebhaft an die bekannte schiefe Kreuzstreifung pflanzlicher Zellmembranen (Bastfasern) erinnert". Außer durch direkte Dehnung kann das Weißwerden der Fäden auch durch starke Biegung oder Pressung bewirkt werden. Die Erklärung der Kreuzstreifung sieht Bütschli in dem Umstande, „daß Wabengerüste unter Zug-(Druck-)wirkung eine Umgestaltung der Waben erfahren müssen, womit ein Hervortreten schiefer Kreuzungen verbunden ist" (l. c. p. 191). So bestechend diese Auffassung vom Standpunkte der Wabentheorie erscheinen mag, so läßt sie sich doch der unzweifelhaften Tatsache gegenüber nicht aufrecht halten, daß auch selbst bei Pflanzenzellen die einzelnen Streifensysteme verschiedenen Schichten der Membran angehören (vergl. oben p. 332), ein Strukturverhältnis, welches hier von Bütschli allerdings bestritten, das aber bei den ganz analog gebauten Cuticularbildungen der Würmer und Insekten so deutlich und leicht nachweisbar ist, daß jeder Zweifel ausgeschlossen erscheint.

Aber ganz abgesehen davon halte ich es für wenig wahrscheinlich, ja kaum für möglich, die fibrillären Chitinstrukturen auf orientierte Spannungen innerhalb einer ursprünglich homogenen Substanz zurückzuführen, die ja dann in den so häufigen Fällen eines vollkommen regelmäßigen Wechsels der Faserrichtung innerhalb der einzelnen Schichten, in völlig unerklärlicher Weise auch ihrerseits einen rhythmischen Richtungswechsel erfahren müßten. v. Ebner (l. c.) ist sich natürlich dieser Schwierigkeiten voll bewußt und gibt zu, „es sei nicht ohne weiteres einzusehen, wie während der Bildung der Chitinschichten abwechselnd rechtwinklig sich überkreuzende Zug- oder Druckspannungen auftreten sollen". Es wurde früher schon erwähnt, daß in den Flügeldecken mancher Käfer das Chitin in einer Form auftritt, die bis in die kleinsten Einzelheiten die bekannten Haversschen Lamellensysteme der Wirbeltierknochen nachahmen (vergl. p. 832). Für diese letzteren, die, wenn man von den in ihnen enthaltenen Zellen (Knochenkörperchen) absieht, in ihrem gekreuzt fibrillären Aufbau völlig jenen Chitinbildungen entsprechen, hat nun W. Gebhardt die Bedingungen ihrer Entstehung einer theoretischen Betrachtung unterzogen und auf die Möglichkeit einer mechanischen Erklärung durch wechselnde Spannungsvorgänge hingewiesen.

Gebhardt geht davon aus, daß die ersten Schichten sich ablagernder Knochensubstanz niemals eine regelmäßige Struktur, sondern ein regellos verfilztes Fasersystem zeigen. Erst wenn eine feste, während der Bildung regelmäßigen Spannungen noch nicht unterliegende Substanzlage geschaffen ist, beginnen bestimmt orientierte Faserlagen, welche, wie Gebhardt sich vorstellt, unter der Spannung des Bildungsgewebes, die durch den pulsierenden Blutstrom bewirkt wird, zustande kommen. Ist einmal eine bestimmt orientierte Faserlage erzeugt, so bringen die Fasern vermöge ihrer Zugfestigkeit in der Richtung der Faserung für eine an ihrer Innenfläche sich ablagernde Schicht neue mechanische Bedingungen der Spannung. Dehnende Kräfte, welche parallel der zuerst abgelagerten Schicht in allen Richtungen gleichmäßig wirken, begegnen in der Richtung der Faserung der zuerst abgelagerten Schicht einem viel größeren Widerstande, als in der zur Faserung senkrechten Richtung und dieser Umstand könnte genügen, um eine zur früheren Richtung senkrechte Faserung in der neuen Schicht zu erzeugen. Schräge Faserung kann entstehen, wenn statt einer in allen Richtungen der Fläche gleichmäßigen Spannung irgendeine bestimmte Richtung der Fläche vorwiegend während der Ablagerung gedehnt wird. Kurzum, man kann, wie v. Ebner bemerkt, im Sinne von Gebhardt denken, „daß bei regelmäßig geschichteten Ablagerungen, die vorausgegangenen Ablagerungen die folgenden in der Weise beeinflussen, daß die bereits vorhandenen Fasern neue Spannungsbedingungen für die folgenden Schichten bewirken". Er ist der Meinung, „daß sich diese Vorstellungen auch auf schichtweise abgelagerte Chitinskelette ohne weiteres übertragen lassen. Auch hier sind die äußersten, also zuerst abgelagerten Chitinschichten ohne bestimmte Faserungen, meist homogene, wie aus zelligen Feldern aufgebaute Lagen. Die orientierten Spannungen für die folgenden Lagen können nun wohl auch unter dem Einfluß der Blutzirkulation oder anderer rhythmischer Muskelwirkungen, bei Insekten

vielleicht unter dem Einfluß der Tracheenatmung zustande kommen und auch hier der Wechsel der Faserrichtung in analoger Weise erklärt werden, wie dies GEBHARDT für die Knochenlamellen versucht hat." (v. EBNER.)

Ich kann mich dieser Auffassung auch heute nicht anschließen und halte den Zeitpunkt noch nicht für gekommen, die funktionellen Strukturen der Chitinskelette auf so einfache mechanische Prinzipien zurückzuführen. Als eine sehr bemerkenswerte und wichtige Tatsache muß allerdings hervorgehoben werden, daß, wie ich seinerzeit gezeigt habe, auch bei der Schalenregeneration der Gastropoden, eine regelmäßige, typisch gebaute Kalkfaserschicht sich immer erst unter einer ganz regellosen sphäritischen Trümmerlage absetzt (vergl. oben p. 770 f.), was mich damals schon zu der Vermutung führte, daß vielleicht besondere grobmechanische Verhältnisse hier eine Rolle spielen. Da aber auch unter dem Schutze eines aufgekitteten Glasplättchens stets erst eine solche wirre Kalklage sich bildet, so möchte ich eher an eine als Folge der Verletzung eingetretene nachhaltige Störung der Funktion der absondernden Zellen denken.

Eine Beobachtung, die bei genauerer Prüfung vielleicht von Wichtigkeit werden könnte, betrifft den feineren Bau der Schutzröhren von Arten der Gattung *Phoronis*. Nach Angabe von CORI (19a) wird die Röhre, die den Körper vollständig umschließt, ohne an irgendeiner Stelle mit demselben verwachsen zu sein, in der Weise gebildet, „daß das Tier ein Sekret, wahrscheinlich an dem vorderen Körperabschnitt, absondert, welches zu einer durchsichtigen Hülle erstarrt. Außerdem ist die Röhre von Sandkörnchen und verschiedenen anderen kleinen Gegenständen umgeben. Betrachtet man ein Stückchen einer von solchen möglichst befreiten Sekretröhre unter dem Mikroskop, so erkennt man an derselben eine feine, sich kreuzende Streifung, welche sehr an die ähnliche Struktur der Cuticula mancher Würmer (Regenwurm) erinnert. Außerdem läßt sich auch oft konzentrische Schichtung nachweisen (*Phoronis Buskii*). Wenn es sich hier wirklich, wie CORI meint, um ein erstarrtes Sekret besonderer, auf eine gewisse Körperregion beschränkter „Drüsenzellen" und nicht um eine echte Cuticula handelt, was ich übrigens bezweifeln möchte, so läge eine Deutung der erwähnten Faserstruktur im Sinne v. EBNERS vielleicht nahe, obschon auch hier das Zustandekommen eines rhythmischen Spannungswechsels, wie er von der Theorie gefordert wird, schwer vorstellbar sein dürfte. Wir wollen uns aber an ganz einfache Fälle halten, und die Frage aufwerfen, ob eine Möglichkeit besteht, nach gleichem Prinzip auch entsprechende Strukturen an den Membranen einzelner Zellindividuen zu deuten. Wie schon mehrfach bemerkt wurde, besteht zweifellos eine vollkommene Analogie zwischen der kreuzstreifigen Struktur vieler Pflanzenzellen und dem entsprechenden Bau der Cuticula bei Würmern und Arthropoden. Es scheint mir daher eine notwendige Forderung zu sein, daß in allen derartigen Fällen das gleiche Erklärungsprinzip Anwendung finden könne. Es müßte dann also z. B. der Turgordruck der wachsenden Bastzelle für die kreuzstreifige Struktur der Membran verantwortlich gemacht werden, eine Annahme, deren Unwahrscheinlichkeit wohl kaum bestritten werden kann. Es darf dabei auch nicht außer acht gelassen

werden, daß ja die Cellulose vielfach nicht als homogene kolloïdale Masse abgesondert wird, sondern in Gestalt stäbchenförmiger kleiner Körperchen (vgl. oben p. 385). Aber selbst wenn man sich über alle diese Schwierigkeiten hinwegsetzen wollte, wie sollte durch rhythmischen Spannungswechsel die in benachbarten Schichten gekreuzte Anordnung völlig isolierter kalkiger Sekretionsprodukte (Plättchen) zustande kommen, wie wir sie bei manchen Formen von Coccolithophoriden (vgl. oben Fig. 46b, p. 443) finden. Gerade solche Fälle beweisen, wie mir scheint, sehr eindringlich, daß wir von einer grobmechanischen Deutung solcher Strukturen noch weit entfernt sind, und daß meine seinerzeitige „Resignation" wohlberechtigt war. Ich will aber damit durchaus nicht sagen, daß ich das vorliegende Problem für unlösbar halte, bin vielmehr der Ansicht, daß gerade so einfache Fälle, wie der zuletzt genannte, bei völlig freilebenden Zellkörpern direkt dazu auffordern, eine Entscheidung durch das Experiment im Sinne und nach dem Beispiele RHUMBLERS anzustreben.

Auf der anderen Seite muß dann, wie ich schon in meiner Arbeit „über geformte Sekrete" andeutete, als unerläßliche Grundlage aller weiteren theoretischen Spekulationen eine möglichst genaue Untersuchung der Entwicklung des Chitinskelettes namentlich derjenigen Insekten (Lamellicornier) gefordert werden, bei welchen die fraglichen Strukturen in deutlichster Ausbildung vorkommen. Vielleicht wären auch Regenerationsversuche der Cuticula bei Würmern erfolgreich; bei Arthropoden haben solche, wie sich aus dem Folgenden ergeben wird, zu sehr interessanten Resultaten geführt.

Soviel ich sehen kann, hat bisher nur KAPZOV in seiner schon oben erwähnten Arbeit den Versuch gemacht, das ebenso interessante wie schwierige Problem der Entstehung kreuzstreifiger Chitinstrukturen direkt durch mikroskopische Untersuchung zu lösen, leider nicht in dem Umfang, wie es wohl wünschenswert gewesen wäre und vielleicht auch nicht an dem günstigsten Objekte. Seine Darstellung ist außerdem derart, daß ich nicht sicher bin, ihn immer richtig verstanden zu haben.

Ich hatte seinerzeit bei meinen Untersuchungen an Lamellicorniern, die hauptsächlich auf die Struktur der „Hauptschicht" gerichtet waren, der ganz anders gebauten „Außenlage" (Emailschicht) sowie dem Uebergangsgebiet zwischen dieser und der ersteren nur wenig Aufmerksamkeit geschenkt. Gerade dieses bietet nun aber, wie KAPZOV (48) an Serienschnitten durch das mäßig mazerierte Halsschild von *Lucanus cervus* gefunden hat, sehr wichtige Anhaltspunkte für das Verständnis der gekreuzten Balkenschichten und ihre Entstehung.

Ich gebe die wichtigen Befunde mit seinen eigenen Worten wieder. „Die Flächenschnitte durch die Außenlage zeigten anfangs ein unregelmäßiges, vielleicht globulitisches Wabenwerk mit dichteren (dunkleren) und helleren Flecken. Dann ein immer klarer und regelmäßiger werdendes Wabenbild mit so großen Alveolen (2 μ), daß sie einzeln mit dem Zeichenapparat auf Papier übertragen werden konnten. Ganz tief in der Außenlage, in der Uebergangszone zur Hauptlage . . . trat auf einmal ein zartes Netz hervor mit annähernd hexagonalen Maschen, welches lebhaft an das Flächenbild eines einfachen Pflasterepitheliums erinnert. Fig. 221 A, die einen etwas schiefen Schnitt darstellt, zeigt das allmähliche Hervortreten dieses Netzes von rechts nach links sehr schön. . . . In wenig tieferen

Schnitten erscheint das Netz in einer Richtung schwach gedehnt und sein Gerüst wird stellenweise viel dicker. Die Waben, welche die Zellen oder Maschen des Netzes erfüllen, erlangen nun eine etwas unregelmäßig gereihte Anordnung (Fig. 221 C) im Sinne der Dehnung und in einigen größeren Waben sind rotierende Punkte nachweisbar. Die Wände zwischen zwei Wabenreihen verdicken sich allmählich und bilden so eine Art Fasern. Indessen haben sich die Züge des groben Netzwerkes (Zellenwerkes) stark verdickt und zwar so, daß die ursprünglich hexagonalen Felder zu länglichen ovalen und spindel- bis spaltförmigen Figuren geworden sind (Fig. 221 B, D) *und sich aus der hexagonalen gleichmäßigen Netzzeichnung zu anastomosierenden Balken entwickelt haben, die nach einer gewissen Richtung ziehen.* Es tritt nun auch eine deutlich längsfaserige Struktur in diesen Balken hervor. . . . Diese werden nun noch dicker und verlieren ihren welligen Charakter. Sie sind nun durch mehr oder minder lange enge Spalten voneinander getrennt und nur noch durch feine Anastomosen verbunden, die nie quer zu den Balken stehen, sondern immer in spitzen Winkeln zwischen ihnen verlaufen."

Man wird der Schlußfolgerung KAPZOVS, daß es sich hier in den aufeinander folgenden Chitinschichten sozusagen um eine fixierte Entwicklungsgeschichte der „Balken" der Hauptlage handelt, gewiß nur beipflichten können. Ich glaube aber, daß man noch einen Schritt weiter gehen darf *und in den allmählichen Veränderungen der Struktur der einzelnen Lagen den Ausdruck eines zeitlichen Funktionswechsels der absondernden Zellen erblicken darf.* Beispiele eines solchen und zwar nicht nur hinsichtlich der Struktur, sondern auch bezüglich der chemischen Natur des Absonderungsproduktes sind sowohl von Pflanzenzellen, als auch von Foraminiferen und namentlich Molluskenschalen in reichlicher Menge bekannt. Aber auch noch in anderer Hinsicht sind die Befunde KAPZOVS von Interesse, denn sie zeigen meiner Ansicht nach ganz klar und unzweideutig, *daß es sowohl wabig, als auch typisch faserig strukturiertes Chitin gibt, sowie auch ganz strukturloses.*

Unzweifelhaft entspricht jede einzelne Schicht einem besonderen, vom vorhergehenden und nachfolgenden verschiedenen Funktionsstadium der chitinogenen Zellen, die zunächst ein ganz diffus wabiges Sekret produzieren, dessen Entstehung man sich vielleicht so denken kann, daß eine kolloïdale, zähflüssige Masse die Zellenschicht gleichmäßig überfließt, indem das Sekret jeder einzelnen Zelle mit dem der benachbarten ohne Grenze zusammenfließt, um dann alsbald wabig zu erstarren. Sehr bald aber tritt eine Veränderung in dem Sinne ein, *daß entsprechend den Zellgrenzen Chitin von anderer Beschaffenheit gebildet wird,* so daß nun die Wabenmasse in einzelne (hexagonale) Feldchen abgeteilt wird. Diese „*Kantensekretion*" nimmt nun in der Folge mehr und mehr zu, aber — und das ist das besonders Bemerkenswerte — nicht gleichmäßig, sondern *je zwei einander parallele Seiten der Sechsecke werden besonders stark verdickt und gewinnen zugleich eine deutlich faserige Struktur* (Fig. 221 A, B). Hand in Hand mit diesen Veränderungen gehen solche der Form der umschlossenen Wabenmasse, welche von KAPZOV auf das Auftreten

einer *Zugwirkung* in der Richtung der besonders stark verdickten Konturlinien bezogen werden. *Aus den regelmäßigen hexagonalen Feldchen sind „länglich-ovale, spindelförmige, bis spaltförmige Figuren“ geworden.* So sehr das Bild auf den ersten Blick für eine solche Dehnung zu sprechen scheint, so halte ich es doch für wahrscheinlicher, daß es sich um eine von den dicken Faserzügen auf die zwischenliegende plastische Wabenmasse ausgeübte Kompression handelt. Man sieht nun an der Hand der beigegebenen Abbildungen leicht, daß es im weiteren Verlauf dieses Prozesses schließlich zur Bildung dicker paralleler Faserbündel (Balken) kommen muß, welche miteinander durch schräge Anastomosen (die wenig verdickten Zellkanten) verbunden sind und zwischen sich nur spaltförmige, anfangs noch von Wabenmasse erfüllte Lücken freilassen. Damit wäre es also zur Bildung der *ersten* Balkenlage gekommen.

Spielen sich die Vorgänge wirklich in der angedeuteten Weise ab, so ergeben sich daraus zwei sehr interessante Folgerungen. Einmal sehen wir, *daß zwar anfangs jede einzelne Zelle an ihrer ganzen freien Oberfläche ein völlig gleichartiges (wabiges) Produkt (Sekret) liefert; dann aber beginnen sehr bald die Kanten in anderer Weise zu fungieren, indem sie, der Kantenrichtung entsprechend, Chitinfasern absetzen, ein Prozeß, der sich nun rasch in solchem Maße steigert, daß die Flächenabsonderung so gut wie ganz unterdrückt wird*, ein außerordentlich interessanter Fall anomogener Beschaffenheit des Zellplasmas.

Wie vollzieht sich nun die Bildung der nächstfolgenden Balkenschicht, deren Elemente bekanntlich die früheren unter einem Winkel von etwa 60° schneiden? Auch hierüber geben die Untersuchungen Kapzovs bemerkenswerte Aufschlüsse.

Jenseits der Mitte der ersten Balkenlage „ändert sich das Bild durch mehrere tiefere Schnitte nicht, nur die Anastomosen zwischen

Fig. 221 A.

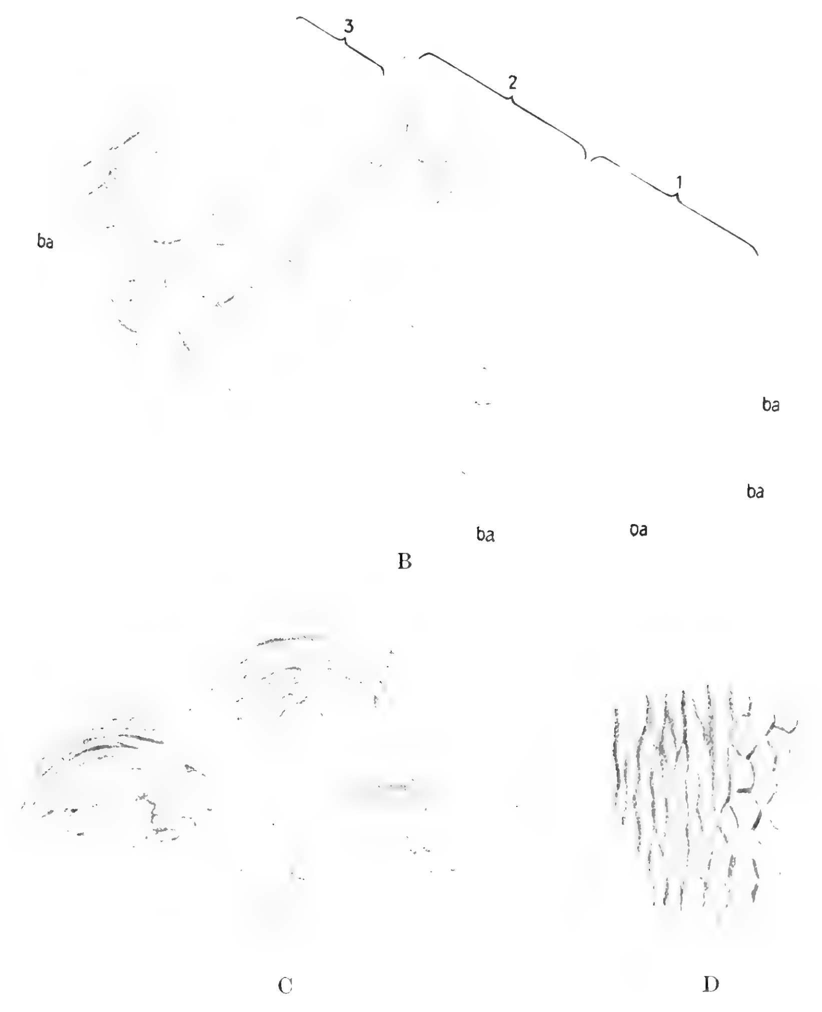


Fig. 221. *Lucanus cervus*. A Schenkel; Flächenschnitt. Uebergangszone von der tieferen Balkenlage (links) zur Außenlage (rechts); die Balken (*ba*) lösen sich zunächst in ein hexagonales Netzwerk auf, um dann ganz zu verschwinden. B Schenkel; etwas schiefer Flächenschnitt (ähnlich wie a). Uebergang einer Balkenschicht in eine höhere mit verschiedener Richtung der Balken. *1* tiefere Schicht, *2* Uebergangszone mit Auflösung der Balken in ein hexagonales Netz; *3* nächsthöhere Balkenschicht. Zwischen den Balken sehr deutliches wabiges Zwischengerüst. C Balkenanfänge in der Tiefe der Außenlage; die Balken zeigen deutliche Längsfaserung und die Waben zwischen ihnen haben schon starke Randfasern gebildet. D Flächenschnitt durch die gewölbte Cuticula des Femur. Allmählicher Uebergang der Balken in hexagonale Maschen. (Nach KAPZOV.)

den Balken wechseln in ihrer Richtung. Erreicht man jedoch die Grenzzone zwischen den beiden ersten Balkenschichten, so bemerkt man, daß die Balken sich wieder auflösen, indem sie schmaler werden, wogegen die Spalten zwischen ihnen sich in spindelförmige oder ovale Lücken erweitern, wobei auch die Anastomosen zwischen ihnen wieder stärker hervortreten. W i r f i n d e n i m a l l g e m e i n e n v o n n e u e m

den früheren Charakter eines Netzes mit hexagonalen Maschen (Fig. 221 B, Region 2), nur ist dies Netz nie so schön und regelmäßig wie an der Grenzzone gegen die Außenlage. Noch etwas tiefer findet man, daß nun die anderen Seiten der hexagonalen Lücken der Grenzzone sich verdicken, wodurch von neuem Balken entstehen, die aber in einer die früheren kreuzenden Richtung verlaufen" (Fig. 221 B, Reg. 3). Wenn schon aus der Untersuchung der Uebergangsschicht zwischen Außenlage und erster Balkenschicht sich ergab, daß die einzelnen Kanten der Zelloberfläche hinsichtlich ihrer sekretorischen Tätigkeit keineswegs als gleichwertig gelten können, so geht aus den zuletzt erwähnten Befunden die noch viel überraschendere Tatsache hervor, daß bei der Produktion der einzelnen aufeinander folgenden Balkenlagen ein ganz gesetzmäßiger rhythmischer Funktionswechsel je zwei zusammengehöriger paralleler Kanten stattfindet, deren Richtung sich kreuzt.

Da an der Bildung eines Balkenfaserbündels immer gleichzeitig je zwei aneinander grenzende Kanten benachbarter Zellen beteiligt sind und da der Vorgang in der ganzen Flächenmosaik überall gleichsinnig erfolgt, so könnte man hier wohl berechtigterweise von einer „koordinierten Absonderung" sprechen.

Es wäre dringend wünschenswert, diese Beobachtungen an einem größeren Materiale zu prüfen und namentlich auch durch Untersuchung der Chitinentwicklung bei der Metamorphose zu vervollständigen. Auch in dieser Beziehung verdanken wir Kapzov schon einige Angaben, die sich leider auf ein weniger günstiges Objekt (*Cetonia aurata*) beziehen und außerdem sehr die nötige Klarheit vermissen lassen.

Kapzov stellte seine Beobachtungen an eben aus der Puppe geschlüpften Käfern an, welche „noch nicht die ganze Farbenpracht der Erwachsenen besaßen", auf deren voraussichtliche Bedeutung für das Stadium der Entwicklung der Chitinstrukturen ich schon seinerzeit hingewiesen habe (7). Ich fand an Spiritusexemplaren in diesem Stadium die Flügeldecken noch erheblich kleiner als normal, gelblichweiß gefärbt, weich, etwas gerunzelt und viel dicker, als am völlig erhärteten, fertigen Käfer. Desgleichen sind die Hinterflügel noch dick und nur wenig durchscheinend. In einem Stadium, wo das Halsschild „schon steif und glatt war und samt dem Schildchen rötlichgrün schillerte, während die Ventralseite der Brustsegmente und die Füße kupferrot erschienen", ließ sich in der Flächenansicht ein schönes Netz von hexagonalen Maschen erkennen, gleich dem, welches von Kapzov in der Uebergangsschicht zwischen Außenlage und erster Balkenschicht beschrieben wurde. In den Flügeldecken tritt eine gleiche Netzzeichnung erst in viel späteren Stadien auf, „wenn sie schon beinahe ihren vollen Glanz erreicht haben". Es scheint demnach, daß am schon ausgeschlüpften fertig entwickelten Käfer die Chitinschichten noch keineswegs vollständig entwickelt sind, sondern nun erst, offenbar in rascher Folge, gebildet (abgesondert) werden.

„Macht man einen Querschnitt durch das Halsschild im Stadium kurz vor dem Auftreten des Maschennetzes oder durch die Flügel-

decke im gleichen Stadium, so erhält man in beiden Fällen dasselbe Bild: d. h. eine mehr oder minder dicke Außenlage zum Teil mit angedeuteter Vertikalstreifung, die nach innen zu undeutlich wird. Eine stärker lichtbrechende Linie am Außenrande, d. h. eine Grenzhaut mit Alveolarsaum, ist immer zu sehen.“ Von Balkenschichten ist zu dieser Zeit noch keine Spur zu erkennen. Die Hypodermiszellen (chitinogene Zellen) grenzen unmittelbar an die Außenlage, welche auf einem solchen Querschnitt die der Zellenzeichnung entsprechenden, seinerzeit von mir beschriebenen Schüppchen deutlich erkennen läßt (Fig. 222 A). „Ein weiteres Stadium zeigt nun, daß die Cuticula (Außenlage) an den Grenzen der Hypodermiszellen nach innen kleine Vorsprünge besitzt, die sich als deutliche Knöpfchen erweisen (Querschnitte der ersten, eben angelegten Balken). Jeder solche Vorsprung stimmt gleichzeitig auch mit der Grenze einer Schuppe an der Oberfläche der Cuticula überein (Fig. 222 A). Wir haben also ein Epithel, dessen Chitincuticula an der proximalen Grenzfläche vorspringende Linien bildet, die mit den Zellgrenzen der Hypodermis korrespondieren und sich im Flächenbilde als eine Art Netz darstellen müssen, wie es oben beschrieben wurde, ein Netz mit hexagonalen Maschen.“ Fig. 222 B zeigt dann in einem etwas späteren Stadium die erste vollentwickelte Balkenschicht, deren Querschnitte nun Halbkreise geworden sind, die zwischen die Hypodermiszellen hineinragen, von denen dann nur noch ein feiner und spitzer Fortsatz zwischen die Balkenanlagen hineinragt, um schließlich ebenfalls zu chitinisieren. „In dieser Zeit ziehen sich die Hypodermiszellen etwas von der Cuticula zurück und bereiten sich vor, eine zweite Balkenschicht zu bilden. Nach KAPZOV hat es den Anschein, daß sich das abgesonderte, neue Chitin an der bestehenden Cuticula in Form von Tröpfchen anlegt, die auch in den Zellen selbst wahrzunehmen waren.“ Schon PLOTNIKOW (l. c.) beobachtete bei der letzten Häutung der Raupen von *Orgyia* und *Bombyx mori* das Auftreten von „Vakuolen“ in den Hypodermiszellen dicht unter der Oberfläche und hielt sie für abgesonderte Exuvialflüssigkeit. KAPZOV ist nun der Meinung, daß es sich hier wohl eher um abgelagertes Chitin handeln dürfte. Er fand bei Puppen von *Cetonia* Vakuolen in den Hypodermiszellen, deren Inhalt stark lichtbrechend war. Diese Eigenschaft, sowie ihre Färbbarkeit stimmt mit dem Chitin der unmittelbar darüber liegenden Cuticula überein. „Die Tröpfchen schienen zu verfließen, nachdem sie sich an der Oberfläche angesammelt hatten, indem sie eine streckenweise kontinuierliche Schicht bildeten.“ (Dies scheint den früheren Angaben desselben Beobachters über die Art der Balkenbildung zu widersprechen, B.) Es erscheint in Anbetracht des großen Interesses, welches die geschilderten Vorgänge auch für die Entstehung anderer geschichteter Cuticularbildungen bieten, dringend wünschenswert, derartige Untersuchungen an geeignetem Material in größerer Ausdehnung durchzuführen. Namentlich wäre es von Interesse, auch feinfaserige Cuticulae mit kreuzstreifiger Struktur zu prüfen, um festzustellen, ob eine regelmäßig wechselnde Kantensekretion etwa auch in solchen Fällen zur Erklärung herangezogen werden könnte. Auf alle Fälle eröffnet sich hier ein sehr aussichtsreiches Forschungsgebiet.

Es wurde schon oben bemerkt, daß auch Regenerations-

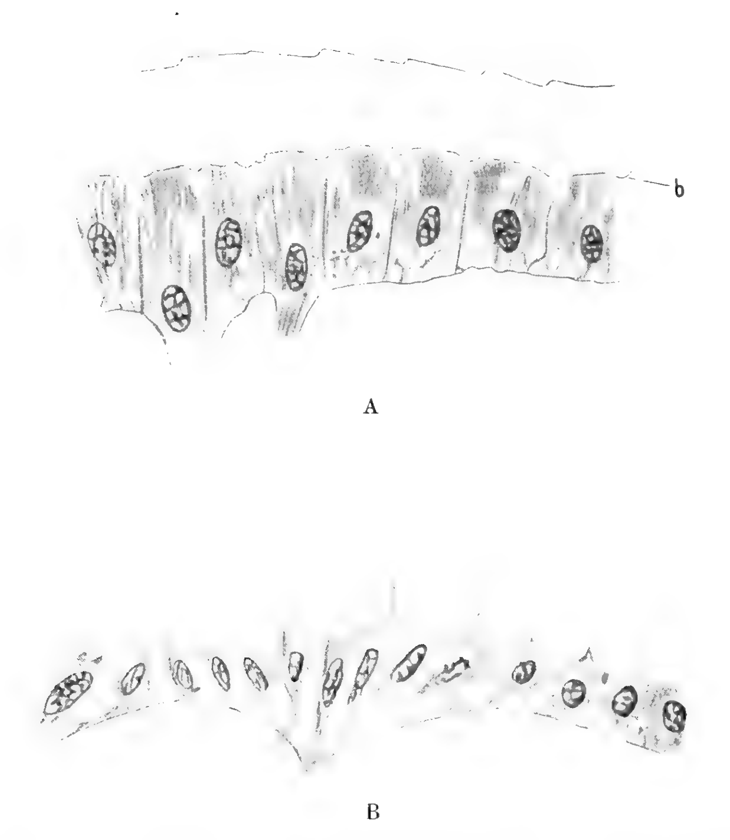


Fig. 222. *Cetonia aurata.* A Junger Käfer. Cuticula des Halsschildes im Querschnitt mit darunter liegender chitinogener Zellschicht mit den ersten Andeutungen der primären Balkenanlage (*b*). B Ein weiteres Stadium der Entwicklung, wo die Balkenanlagen sich schon zu richtigen Balken ausgebildet haben. (Nach Kapzov.)

versuche für die Frage der Chitinabsonderung voraussichtlich von Wichtigkeit sein werden, und die Resultate, zu welchen Wege (134) bei seinen experimentellen Studien an *Asellus aquaticus* gelangt ist, liefern dafür eine Bestätigung.

Die merkwürdigen histologischen Vorgänge bei der Regeneration von Beinen und anderen Körperanhängen von Arthropoden sind bereits 1887 von V. Wagner (132, 133) an Spinnen untersucht worden, und er glaubte sich überzeugt zu haben, daß auch die Blutzellen Chitin zu bilden vermögen. Er sah gleich nach Verletzung eines Beines der Tarantel einen Tropfen Blut aus der Wunde treten; nach 1—2 Minuten bildeten dann die Blutkörperchen, die sich mittels ihrer Pseudopodien zu einer dichten Zellenmasse zusammengelegt hatten, in Verbindung mit geronnenem Fibrin am Grunde der Wunde eine weißliche Masse. Nach 3 Tagen nimmt diese Masse ein zimmetfarbiges, beinahe schwarzes Aussehen an und stellt jetzt einen „chitinösen“ Wundpfropf dar, indem sich sowohl die amöboïden als die farbigen Blutzellen („les amiboïdes et les colorées“) „chitinisiert“ haben. Dieser Wundpfropf hat eine unregelmäßige Struktur, und die Grenzen der einzelnen Zellen, die ihn zusammensetzen, verschwinden

bald (zit. nach WEGE l. c.). Diese Bildung eines „Chitinpfropfes" durch Blutzellen wurde auch von SCHULTZ (110) angenommen. Er drückt sich folgendermaßen aus: „So sonderbar es auch erscheinen mag, so sehe ich doch keinen anderen Ausweg, als einigen Blutkörpern die Fähigkeit der Chitinausscheidung zuzuschreiben, es sei denn, daß die chitinbildenden Zellen des Pfropfes Matrixzellen sind, die ihre Form und Gestalt verändert haben." Auch FRIEDRICH (28) schloß sich dieser Ansicht an und beschreibt den Vorgang mit folgenden Worten: „Ist die Wunde durch die Blutzellen provisorisch geschlossen, so löst sich die Matrix an der Wunde vom Chitinpanzer los, zieht sich zurück und verwächst mit ihrem durchschnittenen Rande, wodurch ein zweiter Verschluß der Wunde gebildet wird. Unterdessen beginnen die Leukocyten an der Wundfläche selbst eine Chitinschicht nach der anderen abzusondern, so daß wir 3 Tage nach der Operation an Stelle des ursprünglichen, weißen Zellpfröpfchens ein dunkles Chitinpfröpfchen von ziemlicher Stärke vorfinden." Zu einer wesentlich verschiedenen Auffassung gelangte OST (85), indem er bei *Porcellio scaber* fand, daß unter dem durch ein Blutgerinnsel bewirkten ersten Verschluß der Wunde sich Reste des durchschnittenen Gewebes, wie Muskelfasern, Nervenkerne und Drüsenmassen, in der Hauptsache aber Hypodermiszellen ansammeln. „Unter dem Schutze dieses provisorischen Wundpfropfes wandern dann von der Seite her die Zellen der Epidermis über die Schnittfläche hinüber und bilden ein neues Epithel, das schichtenweise Chitin absondert, welches demnach von Hypodermiszellen gebildet wird." In ganz ähnlicher Weise erfolgt der Wundverschluß nach WEGE (l. c.) auch nach Amputation der Antenne bei *Asellus aquaticus*. Auch hier schieben sich unter dem Schutze des ersten Wundpfropfes die Hypodermiszellen von der Seite her über die Wundfläche weg und bilden bald eine ziemlich dicke Lage. „Man sieht dann sehr deutlich, wie an der Grenze der neuen Hypodermisschicht und des durch Blutzellen gebildeten Wundpfropfes eine Masse abgeschieden wird, die sich mit Hämatoxylin-Eosin intensiv rot färbt. Dadurch unterscheidet sich dieselbe zwar wesentlich von dem gewöhnlichen Chitin, das sich, selbst unmittelbar nach der Ausscheidung, blaß-bläulich färbt", aber WEGE hält es trotzdem für eine Art Chitin, „weil es nur durch die darunter befindliche Lage von Hypodermiszellen entstanden sein kann". Da diese Zellen nun sehr unregelmäßig liegen, nimmt auch die ausgeschiedene Chitinschicht eine unregelmäßige Form an.

Es dürfte wohl kaum zu bezweifeln sein, daß auch in den oben erwähnten Fällen trotz der so bestimmten Angaben der betreffenden Autoren nicht Blutzellen, sondern Elemente der Hypodermis den Chitinverschluß erzeugten.

Anhang.

Es war bisher nur von Chitinablagerungen die Rede, bei welchen es sich, abgesehen von etwaigen Haarbildungen und anderweiten Oberflächenskulpturen, nur um flächenhaft ausgedehnte Lagen oder Schichten handelt. Nicht minderes Interesse beanspruchen aber mit Rücksicht auf ihre Bildungsweise auch gewisse, oft sehr kompliziert geformte chitinige Absonderungen, von denen ich im folgenden noch drei besonders auffallende Beispiele erwähnen möchte, da sie gerade

für die uns beschäftigende Frage der Chitinbildung von besonderem Interesse sind. Es sind dies die Radula (Reibplatte) der Zunge cephalophorer Mollusken, die Schuppen der Schmetterlingsflügel und die Skulpturen der Insekteneier.

1. Die Bildung der Radula.

Bekanntlich liegt der größte Teil der Radula in einem Sacke (vergleichbar der schalenbildenden Mantelfalte) verborgen, dessen Form und Dimensionen sehr wechseln und in dessen Grunde ihr Bildungsherd liegt. Kurz und dick bei den Pulmonaten und Cephalopoden (vgl. Fig. 278, p. 905 und 906 dieses Handb., Bd. 2, Abt. 1), schlank und gestreckt bei vielen Prosobranchiern erreicht er bei *Littorina* und manchen räuberischen Pulmonaten (*Daudebardia*, *Testacella*) eine erstaunliche Länge. Die Innenwand der Radulatasche wird allseitig von einem einschichtigen Zylinderepithel ausgekleidet, dessen Elemente an der Ober- und Unterseite wesentlich verschieden gestaltet sind. Zwischen beiden Schichten liegt in einem meist ganz schmalen Spaltraum die Radula, deren Anfangsteil in den beistehenden Figuren (Fig. 223) dargestellt ist. Während sich die Radulafalte (Tasche) schon sehr früh anlegt, beginnt in der Embryonalentwicklung die Bildung der Radula erst später, wenn sich das Lumen durch Zusammenlegen der oberen und unteren Wand vollständig verengert hat, bezw. geschwunden ist. Die Bildung der Radula beginnt mit der Abscheidung einer feinen cuticularen Platte, der Basalmembran, durch die sämtlichen Zellen des basalen Epithels. Hinten im Taschengrunde erfährt dieselbe eine Emporwölbung, unter welcher eine Abscheidung neuer Substanz durch die „Odontoblasten“ erfolgt, welche, zu einem scharf differenzierten Polster vereinigt, im hinteren Teil der Tasche liegen. Nach Rössler (98) beteiligen sich bei Pulmonaten und Opisthobranchiern an der Bildung eines Zahnes zunächst 4 resp. 5 Zellen, während das unter jedem Zahn liegende Stück der Basalmembran von einer einzigen Zelle abgeschieden wird.

„Die Bildung eines Zahnes beginnt mit der Abscheidung einer dünnen Cuticula, die in Form einer Kappe den Scheitelflächen der zwei ersten Zellen (α und β vom Grunde der Tasche aus gerechnet) aufsitzt (Fig. 223 f). Diese erste, in den älteren Zähnen noch deutlich erkennbare, Anlage ist der konvexe der Mundhöhle zugekehrte Zahnrücken mit anstoßenden Seitenflächen, gewissermaßen der Rahmen, in den die noch zu bildende Chitinsubstanz sich einfügt. Derselbe tritt sehr früh mit dem Ausscheidungsprodukt der Zelle β, dem Anfangsteil der Zahnbasis, in Be-



Fig. 223.

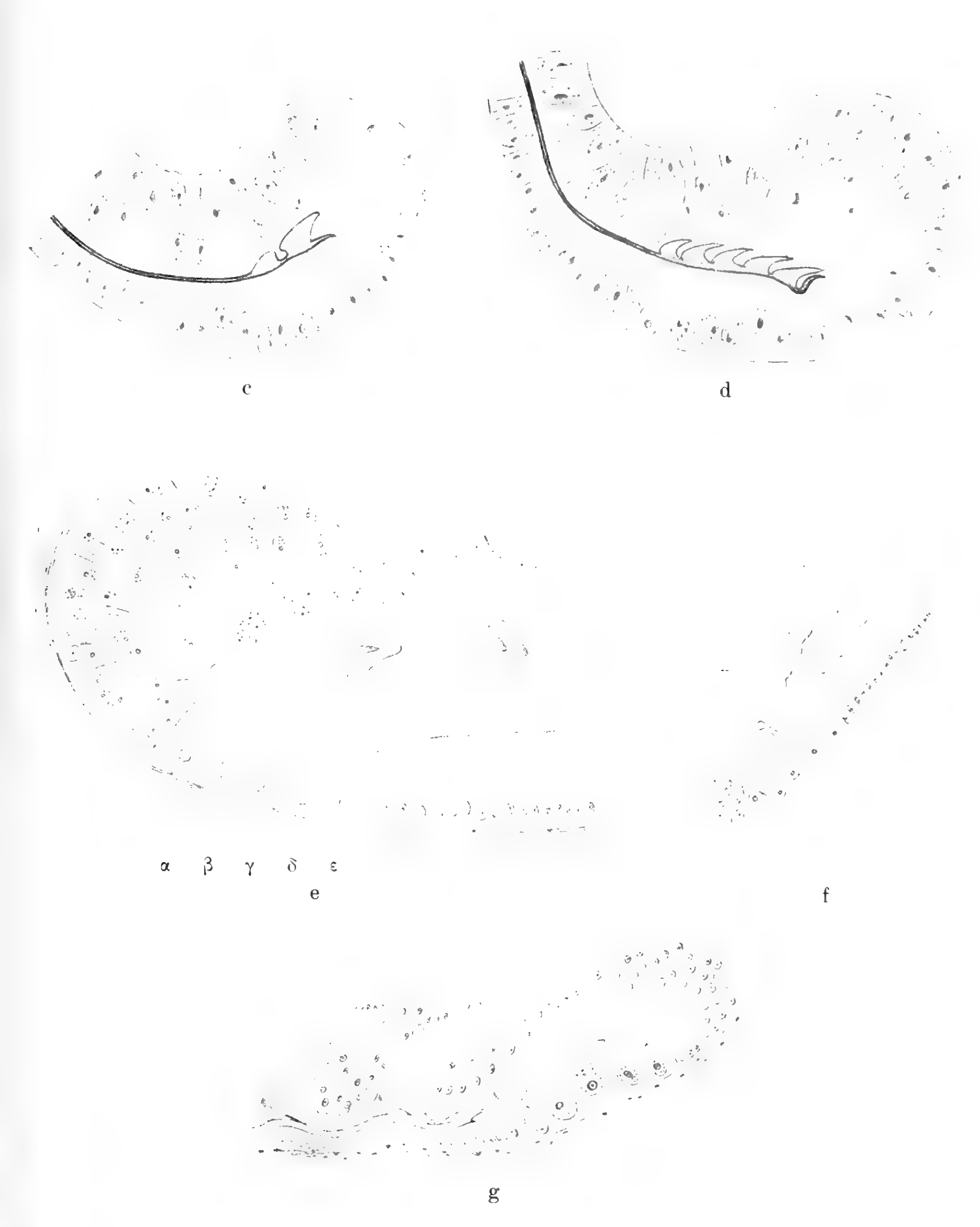


Fig. 223. a—d Sagittalschnitte durch die Radulatasche von Pulmonaten. a Die Tasche zeigt noch ein spaltförmiges Lumen; an der unteren Wand ist bereits die Basalmembran abgeschieden (von *Succinea putris*); *od* Odontoblasten. b Etwas älteres Stadium; Anlage der ersten zwei Zähne (von *Planorbis*). c Der zweite Zahn ist fertig und als Anlage des dritten finden wir eine feine Lamelle, der zweite Zahn besitzt schon die charakterisierte Form, während der erste nur einen kleinen Höcker bildet (*Planorbis*). d Noch älteres Stadium (die ältesten Zähne sind nicht getroffen). e *Lymnaeus stagnalis*. Die jüngsten Zähne der Radula mit ihren sehr charakteristischen 5 Bildungszellen (α, β, γ, δ, ε). f Ein gleiches Präparat mit einem in Bildung begriffenen Zahn. (a—d nach SCHNABEL, e—g nach RÖSSLER.)

rührung, während die Zelle γ noch mit der Weiterbildung des langen, dem vorhergehenden Zahne angehörigen Basalstückes beschäftigt ist. Beide Produkte verschmelzen miteinander und der von δ abgeschiedenen Basalmembran, so daß bei fortschreitendem Wachstum die Spitze des Zahnes von der Zelle α abgehoben wird; β hat jedoch Gelegenheit, die Chitinausfüllung des Rahmens fortzusetzen, während β' den Fuß weiter bildete.“ (RÖSSLER.)

Bei der Bildung der Radula sind daher ihrem Ursprung nach verschiedene Cuticularbildungen zu einem Ganzen verschmolzen; nach SCHNABEL bildet die eigentliche Basalmembran nur einen Teil der Grundplatte der Radula und ist demnach schon vor Entstehung des ersten Zahnes vorhanden. Sie bildet schließlich den Rücken des Zahnkörpers, nach dessen Fertigstellung die für jeden Zahn besondere Basalplatte (Fußplatte) gebildet wird (Fig. 223c, d).

Der fernere Ausbau der Zähne wird nach RÖSSLER von dem über der Radula gelegenen Zylinderepithel der Tasche übernommen. Die Zellen dieses Epithels sind zu Gruppen vereinigt, welche die Zähne der Radula allseitig umfassen und sämtliche Zwischenräume ausfüllen (vergl. besonders Fig. 223 g). Sie sollen ein wasserhelles Sekret abscheiden, das die Zahnplatten in dünner Schicht überzieht und schließlich zu einer ziemlich resistenten Glasur erstarrt. Die fertigen, mit Glasur überzogenen Zähne verhalten sich demselben Beobachter zufolge anders als die unausgebildeten. „Erstere polarisieren nämlich das Licht ziemlich stark, während die Zahnplatten in der Nähe der Odontoblasten sich als isotrop erweisen.“ Auch SCHNABEL (108) konstatierte fünf Querreihen von Odontoblasten, von denen die vorderste die Basalmembran bildet, während die anderen gemeinschaftlich den Zahn absondern. Die Basalmembran kann später verstärkt werden, aber die Zähne werden nicht weiter verändert, so daß also auch die Zellen des oberen Epithels sich in keiner Weise an ihrer Bildung beteiligen würden. Im Gegensatz zu RÖSSLER vertritt SCHNABEL die Ansicht, daß die Odontoblasten nicht alle Zähne einer Längsreihe bilden, sondern beständig von hinten her durch neue Zellen ersetzt werden. Die verbrauchten Zahnpolster sollen gemeinsam mit den Zähnen nach vorn rücken, wobei sich die Odontoblasten allmählich in die niedrigen Zellen des basalen Epithels verwandeln sollen. Auch RÜCKER (100), SOLLAS (114) und BLOCH (8) vertreten die gleiche Ansicht. Dieselben Autoren nehmen aber gegen SCHNABEL (mit RÖSSLER) eine Mitwirkung des oberen Epithels bei der Zahnbildung an.

Bei den Pulmonaten und besonders bei *Paludina* unterscheiden sich die ersten Zähne von den später gebildeten, während die normale Form der Zähne von *Paludina* die langer geschwungener Gebilde darstellt, haben wir es bei den ersten Zähnen mit gedrungenen Formen zu tun, die an ihrem freien Ende kopfartig verbreitert, an der Basis halsartig eingeschnürt sind (Fig. 224a).

Nach völliger Ausbildung eines Zahnes hebt er sich von seinem Zellpolster ab und beschreibt dabei eine Drehung, durch die er aus der horizontalen in die vertikale Lage übergeht.

Bei *Buliminus*-Arten gelangte neuerdings BECK (5) zu der Ueberzeugung, daß die Zahl der Zellen, welche je einen Zahn bilden, viel größer ist als fünf und er konnte die gleiche Tatsache dann auch an *Helix pomatia* feststellen. Die Untersuchung von Flächenbildern (die bisherigen Angaben beziehen sich alle auf Sagittalschnitte) zeigte, daß die vorderste Odontoblastenquerreihe aus deutlich begrenzten Zellen mit großen Kernen besteht, die mit ihren Breitseiten aneinander lagen. Hinter jeder dieser großen rechteckigen Zellen lagen kleinere, von denen immer vier ganz auffallend auf einer geraden Linie lagen, die von vorn nach hinten gerichtet war, während die anderen weniger charakteristisch gelagert schienen.

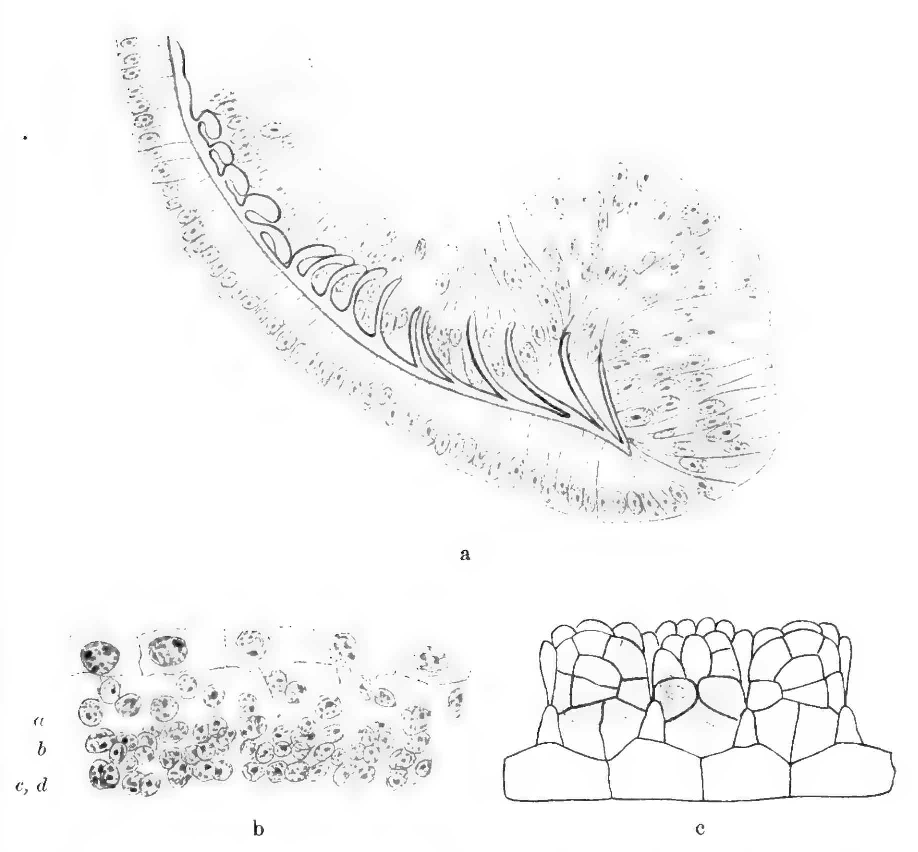


Fig. 224. a *Paludina vivipara.* Sagittalschnitt durch die Radulatasche. Man sieht den Uebergang der Zähne mit Jugendform in solche von stäbchenförmiger Gestalt. b *Buliminus detritus.* Flächenbild der Odontoblasten der rechten Seite (vergl. Text). c Odontoblastengruppe eines Rhachiszahnes und der beiden benachbarten lateralen Zähne. Rekonstruiert aus Flächenschnitten. (a nach SCHWALBE, b nach BECK.)

Fig. 224 b zeigt ein solches Flächenbild von Odontoblasten der rechten Seite. Hier liegen hinter jeder großen Zelle 14 kleinere, von denen immer die linken 4 in der bezeichneten geraden Linie liegen (a, b, c, d). Diese 4 Kerne (Zellen) mußten auf bestimmten in gleichen Abständen gelegenen Sagittalschnitten getroffen werden wurde dazu noch der Kern der vorderen großen Zelle getroffen, so mußte natürlich der scheinbar charakteristische „Sekretionskomplex" von je 5 Zellen herauskommen. Da nun aber die Breite jeder vorderen großen Zelle derjenigen eines Zahnes entsprach, so schloß BECK daraus, daß zur Bildung jedes Zahnes mit Basalmembran 15 Odontoblasten gehören mußten. Durch Kombination von Flächenschnitten ergab sich das schematisierte Bild der Fig. 224 c, welches die Odontoblasten des Rhachiszahnes (Mittelreihe) und seiner beiden benachbarten lateralen Zähne darstellt. Die Lage des Rhachiszahnes und des rechten lateralen Zahnes ist schattiert angedeutet. Bei Vergleichung sagittaler Schnittserien ergab sich, daß die vorderen großen Zellen allein der Bildung der Basalmembran dienen, und zwar gehören zu jeder Odontoblastengruppe 2 Bildungszellen der Basalmembran, von denen jede aber zur Hälfte wieder der nächsten Gruppe angehört; die zweite, aus ungleich gebauten Gliedern bestehende Zellreihe scheidet die Fußplatte der Zähne ab, alle

übrigen hinter diesen gelegenen Zellen bilden die obere Zahnpartie mit den Spitzen.

Es muß auch noch hervorgehoben werden, daß Beck sich in Uebereinstimmung mit Rössler (l. c.) nicht von einem Nachrücken der Odontoblasten und einem Uebergang derselben in das vordere basale Epithel überzeugen konnte. In dieser Ansicht wurde er durch die Auffindung zahlreicher Verstümmelungen und Verwachsungen von Zähnen bestärkt, welche immer sämtlich durch eine ganze Längsreihe hindurchlaufen und nicht plötzlich an einer beliebigen Stelle der Radula auftreten und wieder verschwinden.

Auf Grund des verschiedenen Verhaltens der hinteren (jungen) und vorderen (alten) Zähne gegen Tinktionsmittel hält sich Beck auch für berechtigt, eine Mitwirkung des oberen Epithels an dem weiteren Ausbau der Zähne anzunehmen. Die neugebildeten Zähne, sowie die ganze unter ihnen liegende Basalmembran erscheinen bei Behandlung mit Hämatoxylin (nach Van Gieson) nur schwach gefärbt, dagegen färben sie sich nach vorne hin immer stärker, und zwar stets von oben her. Die Färbbarkeit geht schließlich auch auf die Fußplatte und auf die Basalmembran über. Noch weiter nach vorn hört dann die Tinktionsfähigkeit wieder auf, und die Zähne erhalten hier ihr endgültiges gelbliches Aussehen. Da nun auch die Größe der Zähne von hinten nach vorn, etwa bis zum Austritt der Radula aus der Papille unter Beibehaltung der ursprünglichen Form zunimmt, so scheint der Schluß wohl gerechtfertigt, daß der Zahn nach seiner Entfernung von den Odontoblasten tatsächlich noch Veränderungen erleidet. Da dieselben stets an der oberen Seite eines Zahnes einsetzen und allmählich vom Zahn auf die Zahnplatte und Basalmembran übergreifen, so sind sie wohl auf den Einfluß des oberen Epithels zurückzuführen. Ob es sich hier im Sinne von Sollas (114) um eine Aufnahme von Stoffen durch „Intussusception" handelt, dürfte allerdings sehr fraglich sein.

2. Die Bildung der Schmetterlingsschuppen.

Von der Bildung der Flügelanlagen in der Raupe war schon früher die Rede (vgl. oben p. 806). Hier sollen daher nur die merkwürdigen Vorgänge geschildert werden, welche sich bei der Entstehung jener zarten und oft prachtvoll gefärbten Chitinplättchen abspielen, die als „Schuppen" der Ober- und Unterseite der fertigen Flügel bekanntlich nur ganz lose anhaften. Es handelt sich hier um einen sehr charakteristischen Fall, in welchem die chitinabsondernden Bildungszellen die Form der Schuppen zunächst in allen Einzelheiten modellieren, so daß diese schließlich richtige Abgüsse jener Zellen bilden.

Wie die beistehende Figur (Fig. 225a) zeigt, welche einen frontalen Längsschnitt durch die linke Anlage des Hinterflügels einer reifen Raupe von *Pieris rapae* darstellt, besteht jede larvale Flügelanlage aus zwei durch eine dünne Schicht tracheenführenden Mesodermgewebes („Mittelmembran") getrennten dicken, hypodermalen Zellenschichten, von denen die äußere bestimmt ist, das obere Blatt des zweischichtigen künftigen Flügels zu bilden, und umgekehrt die unterste der künftigen unteren Lage entspricht. Fig. 225b gibt einen Teil eines Querschnittes durch beide noch miteinander verbundene Zellenschichten. Man erkennt die einzelnen spindelförmigen Elemente, welche hier direkt aufeinander stoßen. In einem späteren Stadium kommt es dann zur Bildung einer Spalte zwischen beiden Lagen (Fig. 225c, e), worauf im Puppenstadium die beiderseitigen Epithelien sich zu einem polygonalen Pflasterepithel abplatten (Fig. 225d, i), so daß nun jede Flügelanlage aus einem hohlen

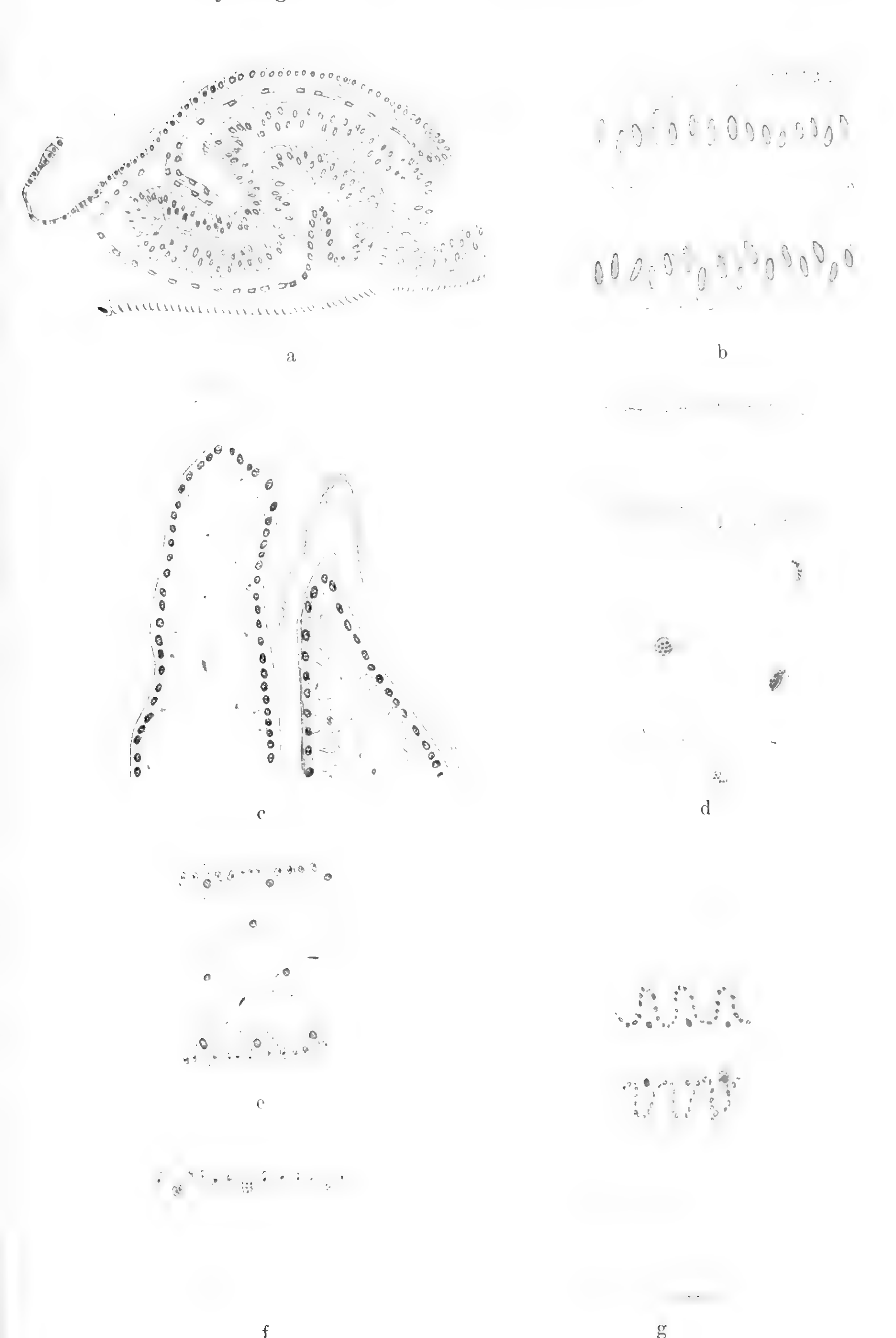


Fig. 225 a—g.

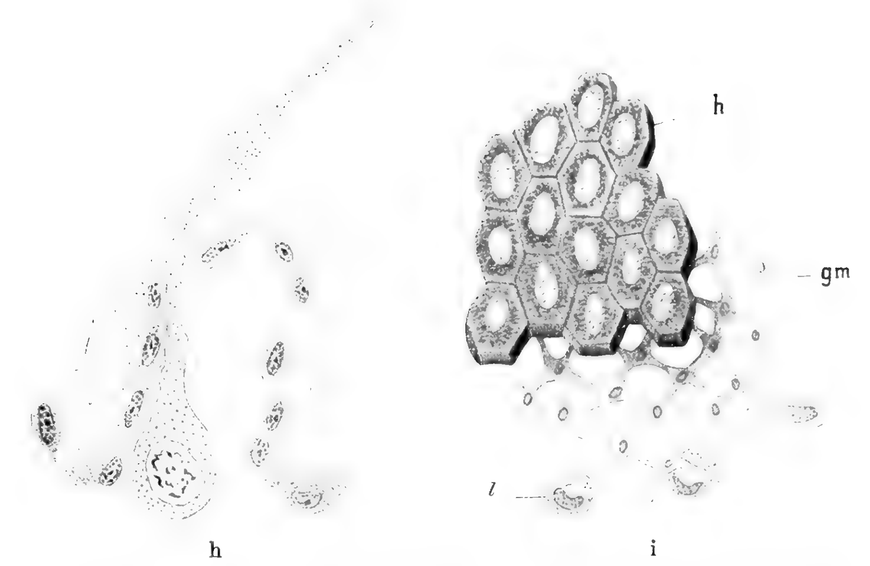
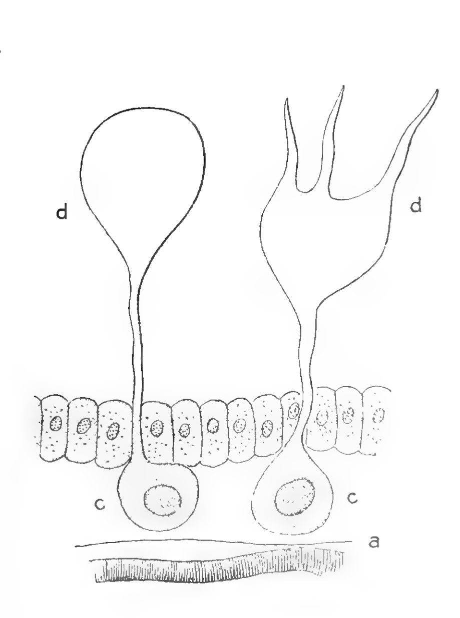


Fig. 225. a *Pieris rapae.* Längsschnitt durch eine Flügelanlage einer ausgewachsenen Raupe. Die Schnittrichtung verläuft parallel der Frontalrichtung der Raupe, das ist senkrecht zu ihrer Dorso-ventralachse. b Teil eines Querschnittes durch die Flügelanlage in der Raupe stärker vergrößert. c *Samia cecropia.* Die Spitzen von zwei Flügelanlagen aus einer jungen Puppe im Längsschnitt. d und e Teile eines Längsschnittes durch die Flügelanlage nebst Cuticula einer Puppe (*Samia cecropia*). f Ebensolches Präparat von *Vanessa antiopa.* (Etwas vorgerückteres Stadium.) g Noch älteres Stadium (8 Tage vor dem Ausschlüpfen). h Teil desselben Präparates stärker vergrößert. i *Samia cecropia.* Perspektivische Ansicht der Schichten eines jungen Puppenflügels nach Entfernung der Cuticula. *h* Hypodermiszellen, *gm* Grundmembran (Semper), *l* Leucocyten. (Nach Mayer.)

Säckchen besteht, dessen Wand sich aus einer einfachen Lage von flachen Hypodermiszellen aufbaut. An Stelle der Mittelmembran findet sich nun ein zartes, den Innenraum des Flügelsäckchens begrenzendes Häutchen (Grundmembran Sempers), aus mesenchymatischen, sternförmigen Zellen bestehend (Fig. 225 i). Von Stelle zu Stelle bilden sich zwischen der Grundmembran der oberen und unteren Fläche des Flügelsäckchens hohle röhrenförmige Verbindungen (Fig. 225 c), durch welche die beiderseitigen spaltenförmigen Hohlräume zwischen den Hypodermiszellen und der Grundmembran in direkte Verbindung treten. Das ganze Innere des Säckchens ist um diese Zeit mit Hämolymphe gefüllt und enthält zahlreiche Leukocyten, welche auch in die subhypodermalen Räume eindringen. Diese sind außerdem quer durchsetzt von den schmalen Ausläufern der Hypodermiszellen, welche die Grundmembran wie Stützen tragen (Fig. 225 c, d, e). In diesem Zustande bleiben die Flügelanlagen bis etwa 3 Wochen vor dem Ausschlüpfen des Falters. Dann beginnen sich einzelne Hypodermiszellen in regelmäßigen Abständen zu verändern. Sie werden größer, ragen zunächst nur wenig über das Niveau der anderen hervor, und im Innern jeder entsteht eine Vakuole. Es sind dies die Bildungszellen (Semper) der Schuppen (Fig. 225 e, f). Im nächsten Stadium sind die nach außen vorragenden stumpfen, hornartig gekrümmten Plasmafortsätze derselben viel größer geworden (Fig. 225 g), während die nach der Grundmembran hin gerichteten Fortsätze derselben Zellen verschwunden sind. Die ersteren nehmen nun unter fortwährender Größenzunahme alsbald die Form der künftigen Schuppen an. Nach Semper erscheint der

Fortsatz der Bildungszellen als ein „langer Stiel, der sich plötzlich in eine mehr oder minder kugelige Blase erweitert. Diese Blase ist die erste Anlage der künftigen Schuppen. Zuerst wird die Blase unförmlich groß, wobei sich der sehr lange Stiel indes mehr verkürzt; allmählich wachsen am freien Ende einige Zipfel aus, die länger und länger werden, während der Körper und der Stiel sich mehr zurückbilden, bis schließlich eine Form entstanden ist, wie sie Fig. 226 A zeigt. In dieser Form ist die Schuppe nicht mehr zu verkennen". Die Hypodermis legt sich, abgesehen von der Grundmembran, wie der Querschnitt erkennen läßt, in Falten, und zwar teils rechtwinklig zur Richtung der Rippen, teils ihrem Verlauf parallel. Jedem Faltensattel entspricht eine Reihe Bildungszellen. Ein etwas weiter fortgeschrittenes Stadium repräsentieren Fig. 225 g, h. Man sieht die embryonalen Schuppen weit über die Oberfläche der gefalteten Hypodermis hervorragen, während alle Plasmafortsätze der (nun nicht mehr scharf begrenzten) Hypodermiszellen nach der Grundmembran hin verschwunden sind, die nun ihrerseits ganz homogen geworden ist und nichts mehr von den ursprünglich sternförmigen Zellen erkennen läßt. Jede Schuppe bildet in diesem Stadium ein kleines, von chitinigen Wänden umhülltes, mit Plasma gefülltes farbloses und glashelles Säckchen. Gleichzeitig haben auch die anderen Hypodermiszellen eine zarte chitinige Cuticula nach außen abgesondert (Fig. 225 h) als ersten Anfang der künftigen Flügelmembran. Wenig später beginnen sich dieselben zu strecken und wachsen neuerdings nach der Grundmembran hin in einen Fortsatz aus, welcher mit dieser verschmilzt. Von Stelle zu Stelle durchsetzen Bündel solcher Ausläufer das Lumen des Flügelsäckchens, beide Grundmembranen miteinander verbindend.

Das Plasma, welches jede embryonale Schuppe anfangs vollkommen ausfüllt, zieht sich nach und nach zurück und nimmt gleichzeitig eine körnige Beschaffenheit an. Der Hohlraum der Schuppe erscheint dann durchsetzt von kleinen Chitinpfeilern, welche, auf die Fläche gerichtet, beide Lamellen, aus welchen die



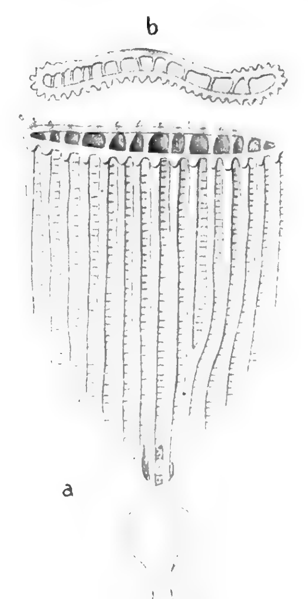


Fig. 226 A und C.

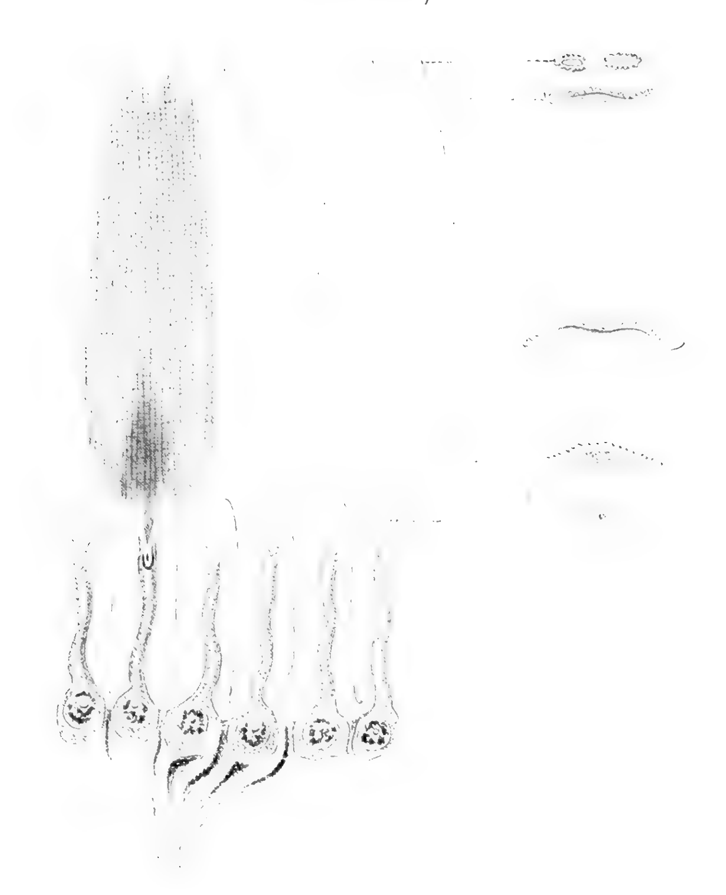


Fig. 226. A. *Sphynx pinastri.* Schuppenbildung. Querschnitt einer Schicht von Bildungszellen. *a* Grundmembran des Flügels, *c* Bildungszellen der Schuppen (Lepidoblasten), *d* blattförmige Erweiterung der Zellfortsätze als erste Anlagen der Schuppen. B *Danais plexippus.* Teil eines Querschnittes (senkrecht zum Verlauf der Nervatur) durch eine Flügelanlage aus einer Puppe, 6 Tage vor dem Ausschlüpfen des Falters. (Daneben Querschnitte aus verschiedenen Höhen der Schuppe. C *Danaïs plexippus.* Blick auf die Oberfläche einer querdurchschnittenen Schuppe. (4 Tage vor dem Ausschlüpfen.) (A nach Semper, B und C nach Mayer.)

Schuppe besteht, miteinander zu verbinden bestimmt sind (Fig. 226 C). Schließlich schwindet das Plasma gänzlich aus dem Hohlraum der Schuppen, die sich nun mit Luft füllen und infolge dessen weiß erscheinen. Die Oberseite derselben erscheint durch parallele erhabene Rippen regelmäßig längsgestreift, während die dem Flügel zugewendete Unterseite glatt erscheint oder nur wenig entwickelte Rippen zeigt. Damit sind die Schuppen endgültig fertig, und die Bildungszellen verfallen nun allmählich der Degeneration. Wie schon erwähnt, erscheint die Hypodermis und daher auch die von ihr ausgeschiedene doppelschichtige Flügelmembran zunächst in zahllose Falten, teils parallel, teils senkrecht zur Richtung der Rippen gelegt, auf deren Firsten die Schuppen reihenweise eingepflanzt erscheinen (Fig. 226 B) Die Größenzunahme der Flügel des ausgeschlüpften Schmetterlings beruht im wesentlichen auf einer Ausglättung dieser Falten, ein Vorgang, dessen mechanische

Ursache wohl im wesentlichen in der Erfüllung des Flügelhohlraumes mit Hämolymphe (Blut) unter einem gewissen Druck zu suchen sein dürfte. Die beide Lamellen verbindenden Hypodermalfasern (vgl. oben) verhindern dabei ein ballonartiges Aufblähen des Flügels und bedingen eine Streckung und Glättung in der Flächenrichtung.

3. Die Eihüllen (Chorion) der Insekten.

Die mit den mannigfaltigsten Skulpturen verzierten Schalen, welche bei den Arthropoden (besonders den Insekten) die Eier schützend umhüllen, liefern sehr interessante Beispiele zentrifugaler Wandverdickungen, durchaus entsprechend den oft sehr ähnlichen Skulpturen der Pollenkörner und Sporen. Es ist hinreichend bekannt, daß die Insekteneier nicht jene Uebereinstimmung in der äußeren Form besitzen, wie vielfach die Eier der höheren Tiere. Die Kugelform ist ja auch hier vorherrschend, doch gibt es auch walzenförmige halbkugelige, linsenförmige Gestalten und selbst Eier mit Stielen und Fortsätzen der mannigfachsten Art. Das fertige Ei besteht aus dem Dotter mit Keimbläschen und einer zweifachen Umhüllung, der zarten, strukturlosen Dotterhaut und der eigentlichen Schale (dem Chorion). Diese letztere, die man ziemlich allgemein als aus Chitin bestehend ansah, zeigt in der Regel eine sehr derbe Beschaffenheit und beträchtliche Dicke. Selten ganz glatt ist die äußere Oberfläche, meist mit zierlichen Skulpturen versehen.

Am häufigsten ist eine mehr oder minder regelmäßige Wiederholung von kleinen 6-eckigen Feldern, die sich durch Furchen oder Wälle voneinander abgrenzen und oft einen Belag von Epithelzellen vortäuschen. In der Tat betrachtete auch Stein (116) das Chorion als bestehend „aus einer einfachen Lage plattgedrückter, dicht ineinander geschobener und mit den sich berührenden Wänden verwachsener Zellen“. Auch Meissner (78) sprach sich dahin aus, daß das Chorion durch Verschmelzung von Epithelzellen entsteht. Dagegen leugneten Leydig (l. c.) und Kölliker durchaus, daß die zelligen Zeichnungen des Chorions von einer Zusammensetzung aus wirklichen Zellen herrühre, und behaupten, daß sie nur die Abdrücke der die Schalenhaut als Cuticularbildung absondernden Epithelzellen darstellen. Weismann (135) hält das Chorion ebenfalls für eine Cuticularbildung, wenn es auch in manchen Fällen täuschend so aussieht, als bildeten die Epithelzellen selbst durch Verschmelzung das Chorion.

Die beistehenden Figg. 227 a—k geben eine kleine Auswahl von Bildern, wie sie die Oberfläche der Schale verschiedener Insekteneier darbietet. Fast immer läßt sich als Grundlage der Skulpturen eine oft sehr regelmäßig 6-eckige Felderung erkennen, deren Ränder dann in mannigfacher Weise verdickt und erhöht werden. So sieht man bei *Eristalis tenax* (Fig. 227 f) in Flächenansicht des Eies zickzackförmig gebogene Doppelkonturen die kleinen Felder umschließen. Im Profil erkennt man, daß die Grenzen jedes Feldes von einer zickzackförmig gefalteten Leiste gebildet werden, so daß jedes Feld den Boden eines Körbchens mit gefalteten Wänden bildet. In besonders täuschender Weise erinnert die Oberfläche des Chorions von gewissen Schmetterlingseiern an eine Zellstruktur. So beobachtete man bei *Sphynx populi* eine über die ganze Oberfläche verbreitete Felderzeichnung, deren Aehnlichkeit mit Pflasterepithel um so täuschender wird, als je in der Mitte eines Feldes eine flache Erhebung steht, die unwillkürlich an einen Zellkern erinnert (Fig. 227a). Durch ein schönes regelmäßiges Gitterwerk zeichnet sich auch das Chorion von *Colias* und *Pieris* aus (Fig. 227c); einen ähnlichen Bau findet man bei *Aeschna grandis* (Fig. 227 h),

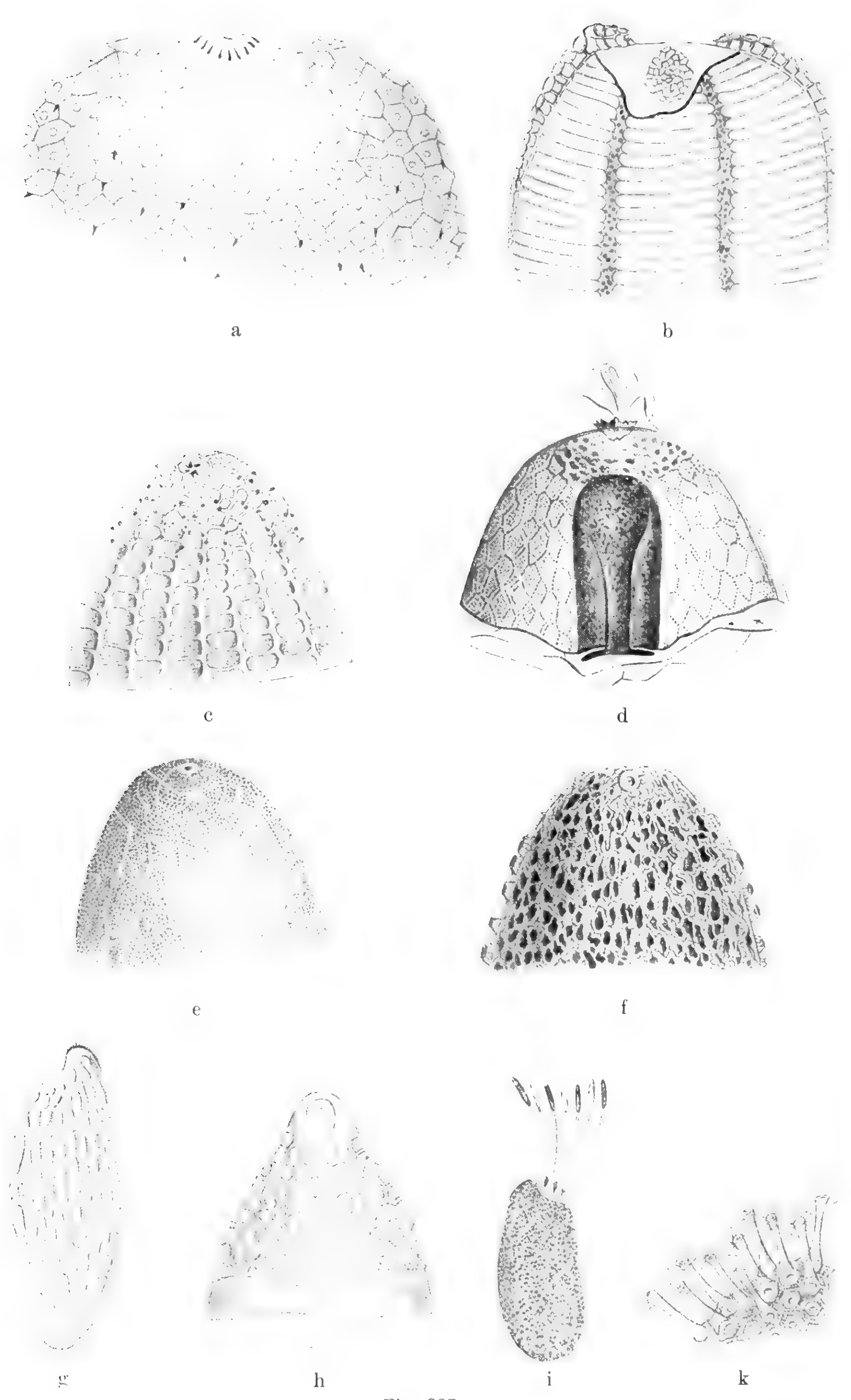


Fig. 227.

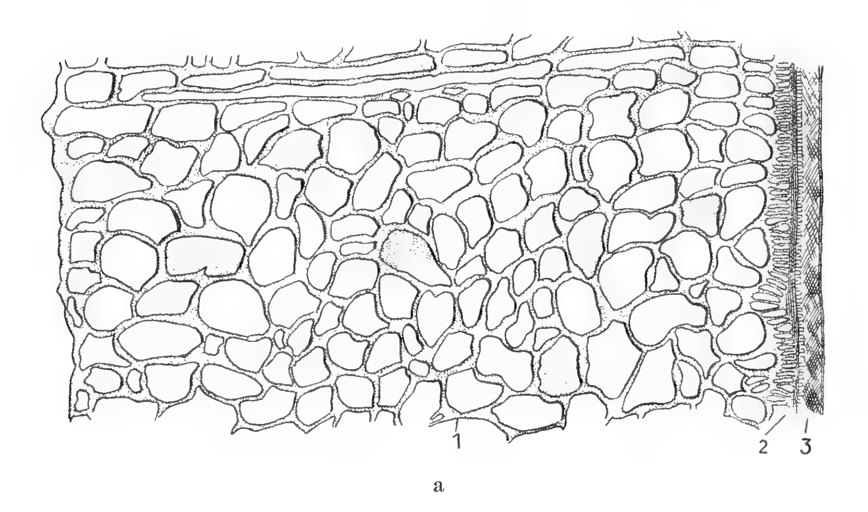
Fig. 227. Skulpturen des Chorions bei verschiedenen Insekteneiern. a Oberer Eipol von *Sphynx populi.* b Ein Stück des Chorions mit den Aufsätzen und Leisten von *Vanessa polychloros.* c *Colias hyale,* oberer Eipol. d Oberer Eipol mit Mikropyle und Rückenleisten von *Musca vomitoria.* e Oberer Eipol von *Anthomyia* (spec.). f Oberer Eipol von *Eristalis tenax.* g Ei von *Limnobia punctata.* h Oberer Eipol von *Aeschna grandis.* i Ei von *Nepa cinerea* im Profil mit den Atemstielen. k Chorionstück von *Locusta viridissima* (von der Seitenfläche des Eies). (Nach LEUCKART, nur b nach KORSCHELT.)

deren Eier drei leicht isolierbare Häute erkennen lassen, eine zarte Dotterhaut und zwei Chorionschichten (Endo- und Exochorion). Die Oberfläche der letzteren ist nun auf das schönste und regelmäßigste gefeldert, und zwar so, daß die einzelnen 6-eckigen Felder von hohen und breiten Leisten umgeben sind. Eigentlich besteht jede Leiste aus zwei aneinander liegenden Erhebungen, die sich durch eine nahtartige Furche gegeneinander abgrenzen; man überzeugt sich hier leicht, daß solche Leisten nur durch die aufgewulsteten Ränder der Felder gebildet werden; die Fläche selbst ist rauh granuliert. Die mächtigste und zugleich merkwürdigste Entwicklung erfahren die Grenzleisten der Chorionfelder bei *Locusta viridissima,* indem sie sich hier in trompetenförmige Aufsätze verwandeln. Die Ränder der kelchartigen Endausbreitungen fließen zu einer kontinuierlichen Haut zusammen und so entsteht dann gewissermaßen im Umkreis des Chorions eine gefensterte Umhüllung, deren Löcher durch dünne Röhren mit den Zentralgruben der Chorionfelder zusammenhängen (Fig. 227 k). Die Röhren mit ihren Endausbreitungen sind äußerst zartwandig und erreichen an den Seitenflächen des Eies eine beträchtliche Höhe. Die Aufsätze gewinnen dadurch die größte Aehnlichkeit mit Stethoskopen, die um so mehr in die Augen fällt, als die Endausbreitungen derselben hier nicht mehr, wie an den übrigen Stellen zur Bildung einer membranösen Hülle zusammenfließen, sondern isoliert bleiben und nach den verschiedensten Richtungen hinsehen. Schon mit unbewaffnetem Auge erkennt man hier die einzelnen Röhren, die gleich Borsten nebeneinander stehen und der Oberfläche des Eies ein sammetartiges Aussehen geben. Einen noch viel merkwürdigeren und vielleicht den allerkompliziertesten Bau zeigt aber das Chorion der verschiedenen Arten von *Phyllium* (Blattheuschrecken). Bei *Phyllium crurifolium* sind nach HENNEGUY (42, 43) drei verschiedene Schichten zu unterscheiden: eine dicke Außenschicht, welche aus einem schwammigen oder zelligen Maschenwerk besteht, eine Mittelschicht, aus dicken Chitinstäbchen gebildet, welche untereinander parallel und senkrecht zur Eioberfläche gerichtet sind, und endlich eine etwa gleich dicke Innenschicht von fibrillärer Struktur, welche selbst wieder aus vier Schichten besteht, in denen die Richtung der Fibrillen eine verschiedene ist (Fig. 228). Bemerkenswert ist besonders die gekreuzte Faserung in der dritten Lage. Diese wenigen Beispiele werden genügen, um von der außerordentlichen Mannigfaltigkeit der Oberflächenstruktur des Chorions der Insekteneier einigermaßen eine Vorstellung zu geben. Zahlreiche weitere Details finden sich in der zitierten Abhandlung von LEUCKART (66 b), KORSCHELT (52) u. a.

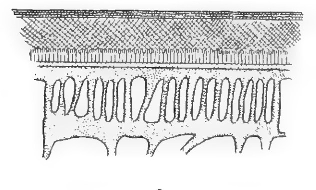
Bekanntlich entstehen die Eier der Insekten in röhrenförmigen Ovarien (Eierstocksröhren), deren Innenfläche von einem zylindrischen Epithel ausgekleidet ist, welches daher jede Eianlage unmittelbar umschließt. Diese Epithelzellen gewinnen nach und nach eine besondere Bedeutung für die Entstehung der Eihüllen und zeigen sich daher an dem untersten Abschnitt der Eiröhren zu bedeutender Größe entwickelt. Daß das Chorion ein cuticulares Sekretionsprodukt dieser Epithelzellen ist, wurde, wie schon erwähnt, zuerst von LEYDIG behauptet. LEYDIG vergleicht die Chorionbildung mit der Entstehung des Hautpanzers der Arthropoden und findet große Aehnlichkeit zwischen beiden Vorgängen. Besonders durch die Untersuchungen

von Korschelt sind die Angaben Leydigs durchaus bestätigt und sehr wesentlich erweitert worden. Um gleich an einen speziellen Fall anzuknüpfen, sei die Entwicklung des Chorions bei *Decticus bicolor* nach Korschelt näher geschildert.

Die Oberfläche des entwickelten Eies zeigt hier eine polygonale Felderung, die durch erhabene, besonders an den Polen hohe Leisten hervorgebracht wird. Die Bildung des Chorions beginnt damit, daß das Epithel der Eikammer nach innen ein äußerst feines glashelles Häutchen abscheidet, welches sich allmählich durch fortwährende Verdickung und gleichzeitige Braunfärbung zu dem festen Chorion umwandelt. Die Bildung der Leisten erfolgt dann in der Weise, daß nach Abscheidung des homogenen Teiles des Chorions die Sekretion an den Rändern der



a



b

Fig. 228. a Teil eines Längsschnittes durch die Eihaut (Chorion) von *Phyllium crurifolium*. *1* Schwammige Außenschicht, *2* Mittelschicht, *3* Innenschicht. b Ein kleiner Teil der Mittel- und Innenschicht stärker vergrößert. Man erkennt, daß die Innenschicht aus mehreren Lagen besteht. (Nach Henneguy.)

Zellen eine stärkere wird. Allmählich zieht sich die Masse der Zellen vom Chorion zurück, während ihre nach innen gerichteten Enden an diesem haften bleiben. Indem sich nun zwischen diesen Enden der einzelnen Zellen Zwischenräume bilden, entstehen an den Zellen zapfenartige Fortsätze, um die herum die Leistenbildung ihren Fortgang nimmt, entsprechend der vorherigen Sekretion an den Zellgrenzen (Fig. 229 a, b). Die Form der Fortsätze richtet sich nach der Höhe der abzuscheidenden Leisten; bei *Locusta viridissima*, wo diese am größten ist und schließlich jene schon erwähnten „trompetenförmigen Aufsätze" entstehen, lösen sich die Zellfortsätze früher von der Oberfläche des Chorions los und scheiden in diesem Zustande die Leisten um sich aus, wobei sie sich fortwährend von der eigentlichen Oberfläche mehr zurückziehen. Zuletzt werden sie ganz von den Zellen eingezogen und sezernieren in diesem Zustande noch die Verbindungsmembran der Aufsätze. Jede Zelle hat nur einen Fortsatz, so daß also jedem Chorionfelde eine Zelle ent-

spricht. Die Leiste verläuft dicht um das verbreiterte Ende des an dem betreffenden Felde festhaftenden Fortsatzes. Die Abscheidung der Chitinsubstanz durch die Fortsätze scheint bei *Decticus* in anderer Weise zu erfolgen, als dies bei der ersten Bildung des Chorions der Fall ist. Letztere liefert eine völlig homogene Cuticula, und auf diese Weise wird wohl auch das übrige homogene Chorion gebildet. Die Fortsätze dagegen scheiden das Chitin als äußerst feine Körnchen aus, die sich besonders dicht an den bereits durch die stärkere Sekretion an den Zellgrenzen markierten Leisten ablagern (Fig. 229 b). Die Leisten werden anfangs von Karmin stark rot gefärbt, verlieren aber dieses Färbungsvermögen, wenn die braune Chitinfarbe allmählich zunimmt. Wie zu erwarten war, erfolgt die Bildung der Leisten auch in zahlreichen anderen Fällen, wo die Chorionoberfläche eine Felderzeichnung zeigt in

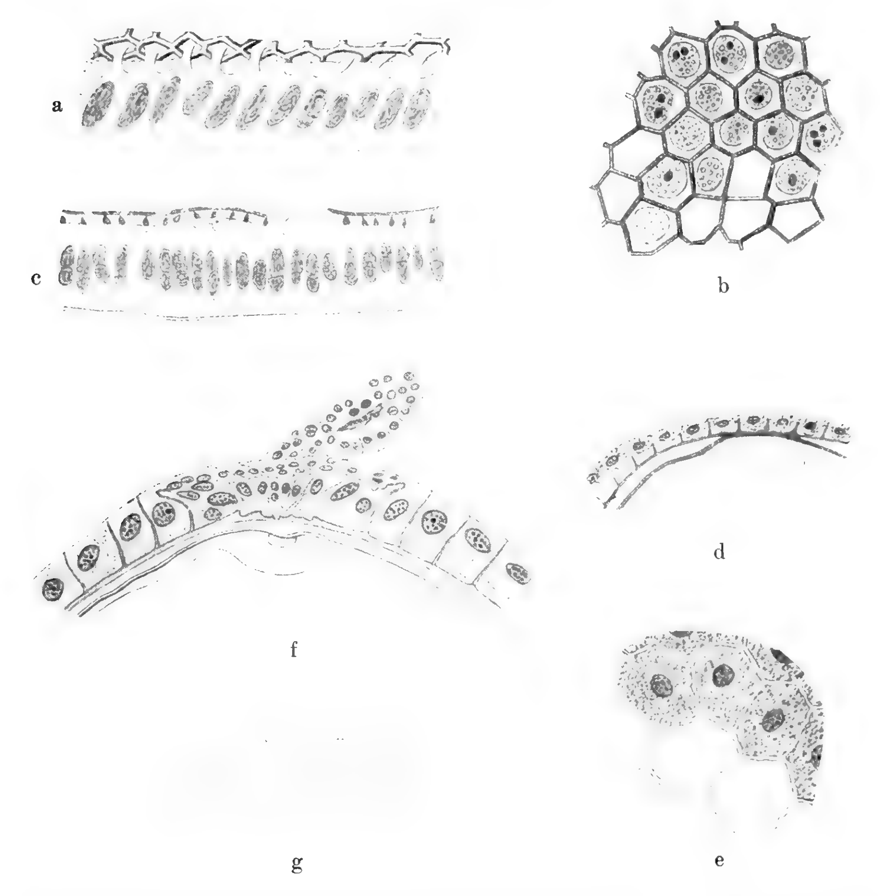


Fig. 229. Entwicklung der Chorionskulpturen. a *Decticus bicolor*. Längsschnitt durch die Eikammerwandung aus der Gegend des Poles; man bemerkt die Fortsätze der Epithelzellen, welche die Leisten des Chorions bilden. b Ein Stück des Chorions mit aufliegendem Epithel. c *Locusta viridissima*. Längsschnitt durch die Eikammerwand. Frühes Stadium der Fortsatzbildung. d *Lycus aurora*. Querschnitt des Eifaches. Entstehung der hohen Chorionleisten zwischen den Epithelzellen. e Tangentialer Schnitt, durch welchen von einem Teil des Chorions das Epithel abgehoben wurde. f *Vanessa urticae*. d Schnitt durch den obersten Teil des Eifaches mit den Anhängen des Chorions zwischen den Zellen. g *Bombus terrestris*. Längsschnitt des Eifaches. Das Chorion auf sehr früher Entwicklungsstufe mit den erhöhten Leisten zwischen den Zellen. (Nach KORSCHELT.)

ganz analoger Weise. Stets entsprechen die Leisten den Zellgrenzen und werden an diesen infolge stärkerer Sekretion gebildet. Bei *Meconema* ist das Chorion mit körbchenartigen Erhebungen bedeckt, die, ähnlich wie die trompetenförmigen Aufsätze bei *Locusta,* durch Erhöhung der Chorionleisten zustande kommen. Sie sind mit einer schleimigen Substanz ausgefüllt, die ebenfalls als eine Abscheidung des Epithels aufzufassen ist, so daß hier ein weiteres Beispiel für die Tatsache gegeben ist, daß die nämlichen Zellen nacheinander verschiedenartige Substanzen abzusondern imstande sind.

Wie sehr im einzelnen Falle Form, Größe und Anordnung des Eifachepithels mit Skulpturierung der Außenseite des Chorions in Uebereinstimmung steht, zeigt sich besonders deutlich bei manchen Lepidopteren.

Bei *Vanessa* (*urticae* und *polychloros*) sind die Zellen des Eifachepithels außerordentlich lang und wie Bänder um das Ei herumgelagert; am längsten sind sie dort, wo das Ei seinen größten Umfang hat, nach dem Pol hin nehmen sie an Größe ab. Der eigentümlichen Form der Epithelzellen entspricht nun die Zeichnung des Chorions an reifen Eiern; hier sieht man die Oberfläche bedeckt mit zarten in Längsreihen angeordneten Leisten, die, wie immer, den Abdruck der Grenzen der Epithelzellen darstellen und in denen deshalb die Anordnung und Gestaltung der letzteren ganz zum Ausdruck kommt (Fig. 227 b). Eine eigentümliche und interessante Bildung besitzt das Chorion von *Vanessa urticae* am oberen Eipol. Es erheben sich hier zarte, fadenartige Fortsätze desselben, die zwischen je zwei Epithelzellen gelegen sind (Fig. 229 f). Hier findet aber auch an den Seitenflächen der Epithelzellen eine Sekretion statt, durch welche die Fortsätze entstehen.

Die aufrecht stehenden Fortsätze verbinden sich durch Querkommissuren, so daß das Ganze den oberen Eipol wie ein weitmaschiges Netz umgibt. Bei *Vanessa polychloros* finden sich am oberen Ende des reifen Eies auf dem Chorion entsprechend den Linien, in denen die Enden der Epithelzellen zusammenstoßen, mehrere Längsreihen von Aufsätzen. Diese sind zarte Fortsätze des Chorions, die sich an ihrem oberen Teil verzweigen. Die Verzweigungen der einzelnen Aufsätze verschlingen sich miteinander, so daß das Ganze eine schmale Platte bildet, die von den zarten Fortsätzen wie von Pfeilern getragen wird (Fig. 227 b).

Aus allen vorstehenden Erfahrungen ergibt sich übereinstimmend, daß selbst die kompliziertesten Oberflächenskulpturen der Insekteneier auf eine bloße cuticulare Sekretion der Eifachepithelien zurückzuführen sind. Während die sogenannten Leisten, welche die polygonale Felderung des Chorions verursachen, nur durch stärkere Sekretion von Chitin an den Zellgrenzen entstehen, können die höheren Aufsätze des Chorions allein durch Gestaltveränderungen der Zellen hervorgebracht werden (*Decticus*, *Locusta*). Die Zellen bilden zu dem Zwecke je nach der Form der betreffenden Gebilde verschiedenartig gestaltete Fortsätze, an deren Peripherie die Abscheidung der cuticularen Substanz erfolgt. Durch Fortsätze der Epithelzellen nehmen auch die Porenkanäle ihren Ursprung, die das Chorion oft in großer Menge durchsetzen. Diese Fortsätze sind sehr fein; sie bringen an der Oberfläche des Epithels eine fransenartige Beschaffenheit hervor. Die zarten Zellfortsätze ragen in die Masse des in der Bildung begriffenen Chorions hinein und wenn dieses später erhärtet, muß natürlich da, wo sich ein Fortsatz befindet, ein von diesem erfüllter Hohlraum in der Masse des Chorions entstehen. Indem die Fortsätze dann von der Zelle

eingezogen werden, sind da, wo vorher die Fortsätze lagen, nunmehr die Porenkanäle vorhanden. Die Sekretion der cuticularen Substanz findet, wie schon gesagt, nicht immer nur an freien Oberflächen der Epithelzellen, sondern zuweilen auch an ihren Seitenflächen, also zwischen den einzelnen Zellen, statt (*Vanessa*). Es werden auf diese Weise flächenhafte oder fadenartige Gebilde erzeugt, die mit dem sich bildenden Chorion in Verbindung stehen.

Eine ganz verschiedene Art der Chorionbildung als in den bisher besprochenen Fällen beschreibt GROSS (35) bei *Pyrrhocoris apterus*. Hier soll sich das gesamte Plasma der Follikelepithelzellen inklusive den Kernen unter Abflachung und Braunfärbung in Chitin umwandeln, wobei die Zellen völlig miteinander verschmelzen. Es würde dies, soviel ich sehe, der einzige derartige Fall sein, der bisher bekannt geworden ist. Er bedarf jedenfalls noch genauerer Prüfung. Sehr mannigfaltige und zum Teil äußerst komplizierte Verhältnisse der Choriongestaltung treten uns bei den Hemipteren entgegen. Schon LEUCKART (l. c.) beschrieb bei der Gattung *Pentatoma* und anderen Wanzen eigentümliche Anhänge der Eischale, deren Form er mit der eines Champagnerglases vergleicht (Fig. 230a). Nach GROSS handelt es sich um zweischichtige solide Gebilde, deren Außenlage aus vollkommen homogenem Chitin besteht, während die Innenlage eine schwammige, fein poröse Beschaffenheit zeigt; am Vorderende liegt in einer Oeffnung die innere Substanz frei zutage. Der Becher ist mit seinem Stiele in eine kuppelförmige Erhebung des Exochorions eingesenkt, wobei die Innenschicht sich mit dem Endochorion verbindet. Bei *Asopus bidens* ist der Bau der Anhänge im wesentlichen der gleiche, nur ist der Stiel viel länger und auch der oben weit offene Becher ist größer und trägt vorn noch einen besonderen Aufsatz (Fig. 230b). Die ersten Anzeichen der Bildung dieser sonderbaren Anhänge fand GROSS schon an ziemlich jungen Follikeln in Form eigentümlicher Gruppen von je 3 Zellen mit homogenem Plasma und je 2 Kernen (Fig. 230c–e). Die mittlere dieser 3 Zellen wird von den beiden anderen rings umfaßt und zeichnet sich durch besonders helle Kerne aus. Allmählich rückt sie nach außen und wurzelt nur mit einem schmalen Fortsatz zwischen den beiden anderen Zellen (Fig. 230d). Noch weiter sind diese Vorgänge auf dem in Fig. 230f abgebildeten Stadium vorgeschritten. Die mittlere helle Zelle ist stark abgeplattet. Die beiden anderen Zellen haben sich auch an die Wand des Epithels zurückgezogen und liegen ebenfalls abgeplattet unter der mittleren, von ihnen früher umfaßten Zelle. Diese 3 Zellen sind es nun, welche den Becher samt seinem Aufsatz bilden und zwar ist eine Arbeitsteilung unter ihnen eingetreten. Die beiden dunkleren Zellen lassen zwischen sich als cuticulare Abscheidung die äußere, homogene Chitinschicht des Bechers und den Aufsatz entstehen. Die helle Zelle dagegen bildet allein für sich das poröse Chitin der Innenschicht. Wenn der Chorionanhang fertig gebildet ist, zeigen die 3 Becherbildungszellen bald Degenerationserscheinungen.

In bezug auf die Bedeutung der merkwürdigen Anhänge sei nur erwähnt, daß sie wahrscheinlich, ähnlich wie die gleich zu besprechenden „Eistrahlen“ bei *Nepa* und *Ranatra*, das Eindringen von Luft zum Ei vermitteln und daher der Atmung dienen.

Eine bedeutsame Abweichung von der typischen cuticularen Bildungsweise des Chorions und seiner Anhangsgebilde bietet die Entstehung der Eistrahlen von *Nepa* und *Ranatra* dar.

Das Chorion von *Nepa* besteht aus 3 Lagen, dem von LEUCKART beschriebenen Exo- und Endochorion und einer dritten sehr dünnen Schicht, welche das Endochorion nach innen begrenzt. Das Endochorion ist zart und höckerig; das Exo-

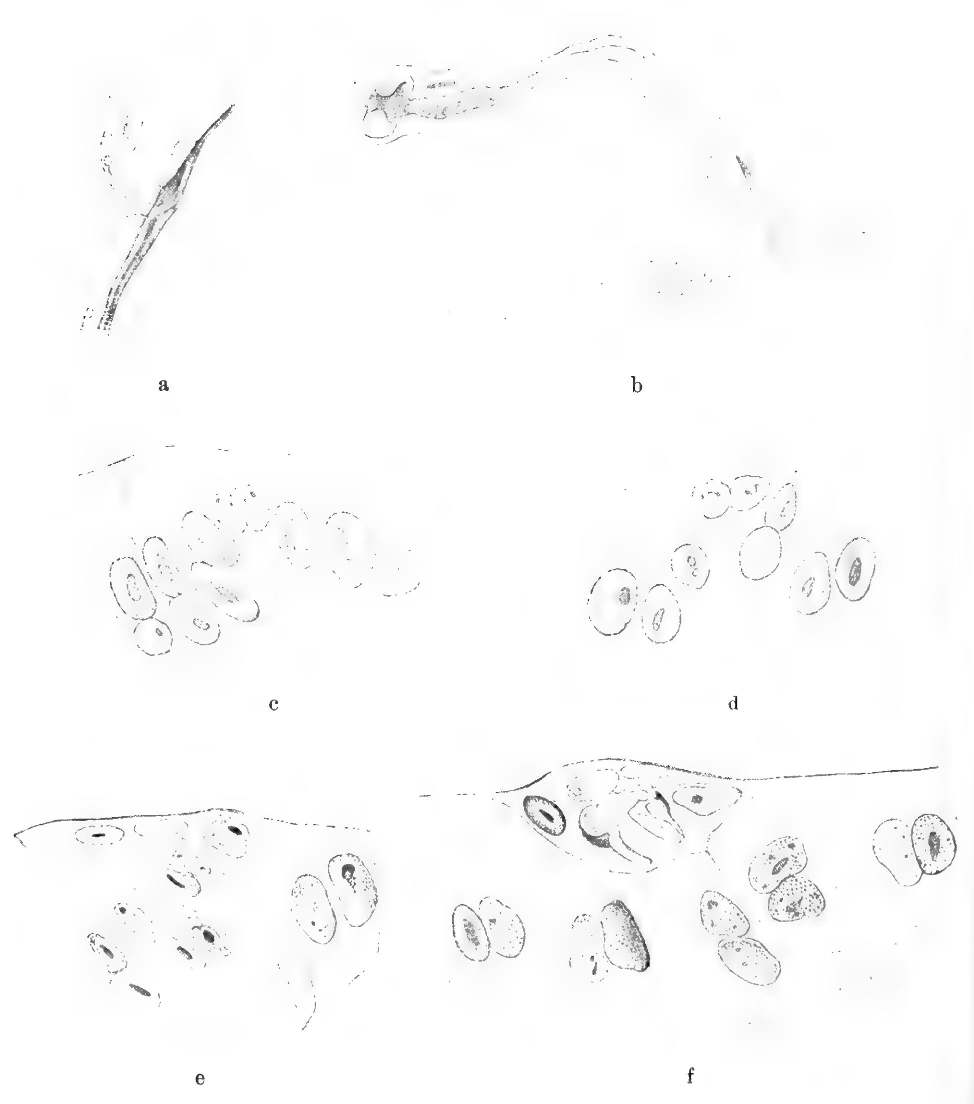


Fig. 230. a Chorionanhang des Eies von *Pentatoma baccarum*. b Chorionanhang des Eies von *Asopus bidens*. c—e Schnitte durch das Follikelepithel mit Becherbildungszellen von *Asopus bidens* (vgl. Text). f Ein ebensolcher Schnitt mit fertigem Becher. (Nach Gross.)

chorion zeigt eine 6-eckige Felderung. Auf jedem Felde erheben sich 4—6 kleine Höcker; diese besitzen eine Oeffnung, die sich nach unten in einen Kanal auszieht und die ganze Dicke dieser Lage durchsetzt. Das Exochorion ruht auf den Hervorragungen des Endochorions; zwischen beiden entsteht so ein freier Raum, der sich mit Luft füllt. Um die Luftversorgung dieses pneumatischen Raumes auch dann zu sichern, wenn die Eier, wie es normal geschieht, in die plastische Masse fleischiger Blattstiele versenkt sind, finden sich am oberen Eipole 7 lange Fortsätze („Strahlen" Leuckarts, Fig. 227 i). Dieselben werden der Hauptmasse nach von einer porösen schwammigen Substanz gebildet, die sich aus zarten Chitinbälkchen zusammensetzt

und von einer homogenen Rindenschicht umgeben ist, die am oberen Ende von radialen Porenkanälen durchsetzt wird (Fig. 231a).

Die Bildung des Chorions selbst geht nun in ganz analoger Weise vor sich, wie in den oben geschilderten Fällen. „Es wird vom Epithel des Eifaches zunächst ein dünnes glashelles Häutchen abgeschieden (die das Endochorion begrenzende innerste Lage des Chorions). Die Grübchen und Höcker des Chorions kommen dann so zustande, daß die Oberfläche der Epithelzellen entsprechende Erhabenheiten und Vertiefungen bildet.

Sehr eigentümlich ist die Entstehungsweise der Strahlen der Eier von *Nepa* und *Ranatra*. Am oberen Pol jedes Eifollikels beginnt, wenn das Ei eine gewisse Ausdehnung erreicht hat, eine starke Vermehrung der Epithelzellen, so daß schließlich hier ein Zellhöcker am Follikel zustande kommt, welcher als kegelförmiger Aufsatz desselben seitlich an der Eiröhre hervorwächst (Fig. 231 b). Am Grunde dieses Aufsatzes vergrößern sich nun 7 im Kreise gestellte Zellen, um schließlich ganz riesige Dimensionen anzunehmen (Fig. 231 c—g). Jede von ihnen enthält 2 große Kerne. KORSCHELT (53) bezeichnet diese Elemente als „Doppelzellen“ und leitet sie aus der Verschmelzung von je 2 Zellen her, eine Auffassung, der von DE BRUYNE und GROSS (l. c.) widersprochen wurde. Wenn diese Zellen eine bestimmte Größe erreicht haben, wird die nach innen gekehrte Begrenzung der beiden Kerne unregelmäßig, sie erhält Ausbuchtungen, die schließlich zu längeren und kürzeren „rhizopodoïden“ Fortsätzen auswachsen (Fig. 231 e—g). Bemerkenswert ist dabei, daß diese Fortsätze stets nach dem inmitten beider Kerne gelegenen Raum hingerichtet sind, in welchem später die Bildung der porösen Substanz eines der „Strahlen“ stattfindet. Dieser Vorgang beginnt damit, daß das Plasma inmitten des von den Kernfortsätzen umspannten Raumes eine schaumige Beschaffenheit annimmt (Fig. 231 f), während zugleich kleine stark lichtbrechende Tröpfchen (Körnchen) sichtbar werden, die, wenn nicht schon fertiges Chitin, so doch eine Vorstufe desselben darstellen dürften. Ich sehe daher auch keinen zwingenden Grund, hier eine direkte Umwandlung des Protoplasmas in Chitin anzunehmen, wie dies KORSCHELT tut, sondern halte es für richtiger, den Vorgang als eine Ausscheidung innerhalb des Plasmas, einen intracellularen Sekretionsprozeß aufzufassen.

In Fig. 231 e sieht man (im Längsschnitt) den Strahl am Grunde in der ersten Anlage; der kleine Höcker besteht schon aus Chitin und wird an der dem Chorion zunächst gelegenen Basis des Aufsatzes gebildet, so daß die Vereinigung der Strahlen mit dem ebenfalls um diese Zeit sich anlegenden Chorion leicht vonstatten gehen kann. In Fig. 231e ist es von Interesse zu sehen, „wie die Kerne nicht an ihrer gesamten, nach innen gerichteten Fläche Fortsätze bilden, sondern dies vorläufig nur an ihrem unteren Ende tun, wo sie dem Herde der Abscheidung am nächsten sind; die oberhalb des schon fertigen Strahlenteiles gelegene dunklere Partie zeigt wieder die Gegend an, wo die Bildung des Strahles zunächst ihren Fortgang nehmen wird“ (KORSCHELT). Die geschilderten Tatsachen sprechen zweifellos dafür, „daß der Kern an der abscheidenden Tätigkeit der Zelle beteiligt ist. Die Bedeutung der Fortsatzbildung liegt einmal darin, daß



Fig. 231.

Fig. 231. Entwicklung der Eistrahlen von *Nepa*. a Das obere Ende eines Eistrahles (vgl. Fig. 227 i). Im Inneren liegt eine schwammig-poröse Masse. Der Strahlenstiel ist von einer hellen, homogenen, das Köpfchen von einer porösen Rinde überzogen. b Eiröhre. *En* End- oder Keimfach, *A* konische Aufsätze der Eifächer. c Längsschnitt durch ein Eifach; man sieht 2 der 7 großen Zellen. d Längsschnitt durch ein Eifach; späteres Stadium; man sieht einen Strahl schon weit entwickelt. e Längsschnitt durch eine zweikernige Riesenzelle; Bildung der Basis eines Strahles (*St*). f Querschnitt durch eine solche Zelle mit den ersten Andeutungen der Strahlenbildung. (*K* die Kerne mit Fortsätzen.) g Zwei nebeneinander gelegene doppelkernige Riesenzellen im Querschnitt, die Kerne umfassen die Strahlenanlagen (*St*). h Zwei Strahlenbildungszellen mit den im Inneren befindlichen fertigen Strahlenköpfchen, denen die langgestreckten Kerne dicht anliegen. i Der Aufsatz eines Eifaches mit vier Strahlen im optischen Längsschnitt gezeichnet. (Nach Korschelt.)

der Kern seine Oberfläche zu vergrößern und sich außerdem dem Ort möglichst zu nähern sucht, an welchem die Haupttätigkeit der Zelle stattfindet". Ist die Bildung des Strahles unten vollendet, so rücken die 7 Doppelzellen allmählich nach der Spitze des Aufsatzes hin und es werden demnach die oberen Abschnitte der Strahlen von denselben 7 Doppelzellen gebildet, welche vorher die unteren entstehen ließen.

Dieses Vorrücken geschieht im wesentlichen passiv durch Vermehrung der Zellen am Grunde des Aufsatzes, die sich von den Seiten her unter die Doppelzellen schieben und sie in die Höhe drängen. Während dieses Vorganges sind die Doppelzellen noch fortwährend im Wachsen begriffen. Sie erreichen ihre größte Ausdehnung erst, wenn sie an der Spitze des Aufsatzes angelangt sind und die Ausbildung der Strahlen fast vollendet ist. Ihre Länge beträgt dann bis zu 0,6 mm mehr als $^1/_3$ der Länge des ganzen Aufsatzes, dessen oberen Abschnitt sie dann ganz ausfüllen. Die Fortsätze der Kerne sind dann ganz geschwunden und diese liegen den Strahlen dicht an und zwar gerade so weit, wie die poröse Außenhülle derselben reicht (Fig. 231 i), so daß es scheint, daß sie sich nun auch an der Bildung dieser beteiligen (Korschelt). Trotz des passiven Charakters, welchen das Aufrücken der Zellen trägt, erinnert der ganze Vorgang doch sehr an das früher geschilderte Verhalten der „Aktinoblasten" bei den Calcispongien.

Wie man sieht, besteht der wesentliche Unterschied der Entstehungsweise der Eistrahlen von *Nepa* und *Ranatra* und der anderen Choriongebilde an der Außenfläche von Insekteneiern darin, daß diese als Cuticularbildungen, jene aber im Inneren umgewandelter Epithelzellen ihren Ursprung nehmen. Wie bei den spärlichen Fällen intracellularer (intraplasmatischer) Entstehung von Cellulose, so handelt es sich auch hier offenbar um eine Ausnahme. Eine Art intracellularer Bildung von Chitin finden wir auch bei der Bildung der Intima der Tracheen und desgleichen bei den feinen aus den Drüsen führenden Chitinröhrchen der Insekten. Die Bildung der Tracheen im Inneren von Zellen kann nach Weismann (135) auf verschiedene Weise vor sich gehen: „Einmal bilden sich die Stämme im Ei und in der Puppe aus soliden zylindrischen Strängen kugeliger Zellen, die in ihrer Achse ein Lumen bilden, gegen dieses hin eine elastische Intima ausscheiden und miteinander zur Peritonealhaut verschmelzen." Die feinen Zweige entstehen „innerhalb spindelförmiger oder sternförmiger Zellen, indem ein Teil des Zellinhaltes sich zur elastischen Röhre umwandelt". In ähnlicher Weise kommen nach Leydig die Tracheen und ihre Ver-

zweigungen bei *Corethra plumicornis* zustande. An Raupen beobachtete derselbe Autor die Entstehung der feinen Tracheenverzweigungen auf die Weise, daß sich Gänge im Inneren großer Zellen bilden, die sich sodann mit einer Cuticula auskleiden, der späteren Intima der Tracheen. Ebenfalls auf ganz ähnliche Weise entstehen die Chitinröhrchen der Drüsengänge im Inneren größerer Zellen (zit. nach Korschelt).

In ganz ähnlicher Weise, wie bei den Insekten, entstehen auch die mannigfach gestalteten Chorionanhänge bei den Eiern der Chitonen (vgl. Schweickart, 111).

Literatur.

Würmer und Arthropoden.

1. **Ambronn, H.**, *Cellulosereaktion bei Arthropoden und Mollusken. Mitteil. a. d. zool. Stat. zu Neapel, Bd. 9 (1890), p. 475.*
2. **Atraki, T.**, *Ueber das Chitosan. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 20 (1895), p. 498.*
3. **v. Baer, K. E.**, *Ueber die sogenannte Erneuerung des Magens der Krebse. Müllers Arch., 1834, p. 510.*
4. **Baur, J.**, *Ueber den Bau der Chitinsehne am Kiefer der Flußkrebse und ihr Verhalten beim Schalenwechsel. Müllers Arch., 1860, p. 113.*
5. **Beck, K.**, *Anatomie deutscher Buliminus-Arten. Diss. Jena 1912; auch Jenaische Ztschr. f. Naturwiss. 1912.*
6. **Berthelot, H.**, *Sur la transformation en sucre de la chitine et de la tunicine. Ann. Chim. Phys., T. 56 (1859), p. 150.*
7. **Biedermann, W.**, *Geformte Sekrete. Ztschr. f. allg. Physiol., Bd. 2 (1903), p. 395.*
7a. — *Ueber den Zustand des Kalkes im Crustaceenpanzer. Biol. Ctbl., Bd. 21 (1901), p. 343.*
8. **Bloch, J.**, *Die embryonale Entwicklung der Radula von Paludina vivipara. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 31, N. F. Bd. 23 (1896).*
9. **Bütschli, O.**, *Einiges über das Chitin. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1874, p. 362.*
10. — *Fortgesetzte Untersuchungen über Gerinnungsschäume, Sphärokristalle etc., 1894.*
11. — *Untersuchungen über Strukturen. Leipzig 1898.*
11a. — *Untersuchungen über organische Kalkgebilde etc. Abhandl. d. K. Ges. d. Wiss. zu Göttingen, Math.-phys. Kl., Bd. 6 (1908).*
12. **Brach, H.**, *Untersuchungen über den chemischen Aufbau des Chitins. Biochem. Ztschr., Bd. 38 (1912), p. 468.*
13. **Braun, M.**, *Ueber die histologischen Vorgänge bei der Häutung des Flußkrebses. Arb. a. d. zool.-zootom. Inst. zu Würzburg, Bd. 2 (1875), p. 121.*
14. **Cartier, R.**, *Studien über den feineren Bau der Haut bei Reptilien. II. Abt. Ueber die Wachstumserscheinungen der Oberhaut von Schlangen und Eidechsen bei der Häutung. Arb. a. d. zool.-zootom. Inst. zu Würzburg, Bd. 1 (1874), p. 239.*
15. **Cerfontaine, P.**, *Recherches sur le système cutanée et sur le système musculaire du Lombric. Arch. de Biol., T. 10 (1889), p. 327.*
16. **Chantran, J.**, *Observations sur l'histoire naturelle des Ecrevisses. Compt. rend. Acad. Paris, T. 71, p. 43; T. 73, p. 220; T. 78, p. 655.*
17. — *Observations sur la formation des pierres chez l'écrevisse. Compt. rend. Acad. Sc., 1874, p. 655.*
18. **Claparède, Ed.**, *Histologische Untersuchungen über den Regenwurm. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 19 (1869).*
19. **Couch, J.**, *Bemerkungen über den Häutungsprozeß der Krebse und Krabben. Arch. f. Naturgesch. v. Wiegmann, 1838, p. 337.*
19a. **Cori, C. J.**, *Untersuchungen über die Anatomie und Histologie der Gattung Phoronis. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 51 (1890), p. 480.*
20. **Czermak, J.**, *Ueber das optische Verhalten der Haut von Ascaris lumbricoides. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., Abt. 1, Bd. 9.*
21. **Diez, R.**, *Untersuchungen über die Skulptur der Flügeldecken bei der Gattung Carabus. Tübinger zool. Arb., Bd. 2, Heft 4.*
22. **Dulk, F. P.**, *Chemische Analyse der Krebssteine. Müllers Arch., 1835, p. 428.*

23. **v. Ebner, V.,** *Ueber Fasern und Waben. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., Abt. 3, Bd. 119 (1910), p. 285.*
23a. — *Ueber die Entwicklung der leimgebenden Fibrillen, besonders des Zahnbeines. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., Abt. 3, Bd. 115 (1906), p. 45.*
23b. — *Untersuchungen über die Ursache der Anisotropie organischer Substanzen, Leipzig 1882, p. 226 f.*
24. **Ehlers, F.,** *Ueber die Bildung der Borsten bei den Borstenwürmern. Verhandl. d. K. Ges. d. Wiss. zu Göttingen, 1865, No. 14 u. 18.*
25. **Escherich, K.,** *Einiges über die Häutungshaare der Insekten nach ihrem Funktionswechsel. Biol. Ctbl., Bd. 17 (1897), p. 542.*
26. **Fassbinder, K.,** *Beitrag zur Kenntnis der Süßwasser-Ostrakoden. Zool. Jahrb., Spengel, Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 32 (1912), p. 533.*
27. **Fischer, E., u. Tiemann, J.,** *Ueber das Glykosamin. Ber. d. D. Chem. Ges., Bd. 27 (1894), p. 138.*
28. **Friedrich, P.,** *Regeneration der Beine und Autotomie bei Spinnen. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 20 (1896).*
29. **Froriep, A.,** *Bindesubstanzen bei wirbellosen Tieren. Pflügers Arch., Bd. 5 (1872), p. 320.*
29a. **v. Fürth, O.,** *Vergleichend-chemische Physiologie der niederen Tiere, Jena, G. Fischer, 1903.*
30. **Gilson,** *Recherches chimiques sur la membrane cellulaire des champignons. La Cellule, T. 11 (1894), p. 5.*
31. — *Das Chitin und die Membranen der Pilzzellen. Ber. d. D. Chem. Ges., Bd. 28 (1895), p. 821.*
32. **Goodrich, E. S.,** *Notes on Oligochaetes with the description of a new species. Quart. Journ. of micr. Sc., Vol. 5 (1897), p. 65.*
32a. **Günther, K.,** *Studien über den Bau von Flabelligera diplochaitus. Diss. Jena 1912.*
33. **Graber, V.,** *Fortgesetzte Untersuchungen über die nachembryonale Entwicklung und die Cuticula der Orthopteren. I. Progr. d. K. K. 2. Staatsgymnasiums in Graz, 1870.*
34. **Griffiths, J.,** *La pupine nouvelle subst. animale. Compt. rend. Acad. Paris, T. 115 (1892), p. 320.*
35. **Gross, J.,** *Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren. Diss. Jena 1900.*
36. **Gruvel, A.,** *Contributions à l'étude des Cirripèdes. Arch. de Zool. expér., sér. 3 T. 1 (1893).*
37. **Haeckel, E.,** *Ueber die Gewebe des Flußkrebses. Müllers Arch., 1857, p. 469.*
38. **Halliburton, W. D.,** *On the occurrence of chitin as a constituent of the cartilages of Limulus and Sepia. Quart. Journ. of micr. Sc., Vol. 25, N. S. Vol. 5 (1885), p. 173.*
39. **Hankó, B.,** *Ueber den Einfluß einiger Lösungen auf die Häutung etc. von Asellus aquaticus. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 34 (1912), p. 477.*
40. **Hasse, E. C.,** *Observationes de sceleto Astaci fluv. et marini. Diss. Lipsiae 1833.*
41. **van Helmont,** *Tractatus de lithiasi. Opuscula medica, 1648, cap. 7, p. 67.*
42. **Henneguy, L. F.,** *Note sur la structure de l'enveloppe de l'œuf des Phyllies. Bull. Soc. philom., 1890; Leçons sur la cellule, 1896, p. 243.*
43. — *Les Insectes, 1904.*
44. **Holmgren, Niels,** *Ueber das Verhalten des Chitins und Epithels zu den unterliegenden Gewebsarten der Insekten. Anat. Anz., 1902, p. 480.*
45. — *Ueber die morphologische Bedeutung des Chitins bei den Insekten. Ebenda, Bd. 21 (1902), p. 373.*
46. — *Studien über Cutikularbildungen. I. Ueber Cutikularbildungen bei Chaetoderma nitidulum. Ebenda, Bd. 22 (1903), p. 14.*
47. **Hoppe-Seyler, F.,** *Ueber Chitin und Cellulose. Ber. d. D. Chem. Ges., Bd. 27 (1894), p. 3329; Bd. 28 (1895), p. 82.*
47a. **Huxley, Th.,** *Der Krebs.*
48. **Kapzov, Serge,** *Untersuchungen über den feineren Bau der Cuticula bei Insekten. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 98 (1911), p. 297.*
49. **Keller, R.,** *Ueber den Farbenwechsel des Chamäleons und einiger anderer Reptilien. Pflügers Arch., Bd. 61 (1895), p. 123.*
50. **Kelly, Agnes,** *Beiträge zur mineralogischen Kenntnis der Kalkausscheidung im Tierreich. Jenaische Ztschr. f. Naturwiss. Bd. 35, N. F. Bd. 28 (1901), p. 429.*
51. **Kölliker, A.,** *Untersuchungen zur vergleichenden Gewebelehre angestellt in Nizza, 1856. VII. Ueber sekundäre Zellmembranen, Cutikularbildungen und Porenkanäle in Zellmembranen. Verhandl. d. Phys.-med. Ges. in Würzburg, Bd. 8 (1858).*

52. **Korschelt, E.,** *Die Bildung der Eihüllen etc. bei den Insekten. Nova Acta Leop. Carol., Bd. 51 (1887), p. 185.*
53. — *Beitrag zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes. Zool. Jahrb. v. Spengel, Bd. 4 (1889).*
54. **Kueny, L.,** *Konstitution des Glykosamins. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 14 (1890), p. 357.*
55. **Krawkow, N. T.,** *Ueber verschiedenartige Chitine. Ztschr. f. Biol., Bd. 29, N. F. Bd. 11 (1892), p. 177.*
56. **Krukenberg, C. F. W.,** *Grundzüge einer vergleichenden Physiologie der tierischen Gerüstsubstanzen. Vergl.-physiol. Vorträge, IV.*
57. — *Ueber das Conchiolin und über das Vorkommen des Chitins bei Cephalopoden. Ber. d. D. Chem. Ges., Bd. 18 (1885), p. 989.*
58. — *Ueber das Vorkommen des Chitins. Zool. Anz., Jahrg. 8 (1885), p. 412.*
59. **Landois, H.,** *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Schmetterlingsflügel in der Raupe und Puppe. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 21 (1871), p. 305.*
60. **Lassaigne, M.,** *Sur le tissu tégumentaire des insectes de différents ordres. Compt. rend. Acad. Paris, T. 16 (1843), p. 1087.*
61. — *Ueber das Hautgewebe der Insekten verschiedener Ordnungen. Journ. f. prakt. Chem., Bd. 29 (1843), p. 323.*
62. **Lavalle, E.,** *Recherches d'anatomie microscopique sur le test de Crustacées décapodes. Ann. de Sc. nat., Sér. 3 T. 7 (1847).*
63. **Ledderhose, G.,** *Ueber salzsaures Glukosamin. Ber. d. D. Chem. Ges., Bd. 9 (1876), p. 1200.*
64. — *Ueber Chitin und seine Spaltungsprodukte. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 2 (1878), p. 213.*
65. — *Ueber Glykosamin. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 4 (1880), p. 139.*
66. **Leuckart, R.,** *Ueber das Vorkommen und die Verbreitung des Chitins bei den wirbellosen Tieren. Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 18 (1852), p. 22.*
66a. — *und* **Bergmann,** *Anatomisch-physiologische Uebersicht des Tierreiches, 1855.*
66b. — *Ueber die Mikropyle und den feineren Bau der Schalenhaut bei den Insekten. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1855.*
66c. **Lenk, E.,** *Ueber kristallinisches Chitosansulfat. Biochem. Ztschr., Bd. 23 (1909), p. 47.*
67. **Leydig, F.,** *Lehrbuch der Histologie, 1857.*
68. — *Der Eierstock und die Samentasche der Insekten. Nova Acta Leop.-Carol., Bd. 33 (1867).*
69. — *Zum feineren Bau der Arthropoden. Müllers Arch., 1853, p. 376.*
70. — *Ueber Phreoryctes Menkeanus, Arch. f. mikr. Anat., Bd. 1 (1865).*
71. — *Zelle und Gewebe, Bonn 1885.*
72. — *Vom Bau des tierischen Körpers, Bd. 1, Tübingen 1864.*
73. — *Bemerkungen über die Farben der Hautdecke etc. der Insekten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 12 (1876), p. 536.*
74. **Lobry de Bruyn, C. A.,** *und* **Alberda van Ekenstein, W.,** *Das Chitosamin. Ref. Jahr.-ber. f. Tierchemie, Bd. 27 (1898), p. 70.*
75. **Lubbock, J.,** *On the ova and pseudova of insects. Philos. Transact. Roy. Soc. London, Vol. 149 (1859).*
76. **Man, E.,** *Ueber Scoloplos armiger. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 36 (1882), p. 389.*
77. **Mayer, A. G.,** *The development of the wing scales and their pigment in Butterflies and Moths. Bull. of the Mus. of comp. Zool. Harvard College, Vol. 29, 1896.*
78. **Meissner, F.,** *Beobachtungen über das Eindringen der Samenelemente in den Dotter. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 6 (1855).*
78a. **Meyer, Herm.,** *Ueber den Bau der Hornschale der Käfer. Müllers Arch., 1842.*
79. **v. Mojsisowics, E.,** *Kleine Beiträge zur Kenntnis der Anelliden. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., Abt. 1, Bd. 81 (1877), p. 18.*
80. **Nicolas, A.,** *Sur l'épiderme des doigts du Gecko, Leipzig 1887.*
81. **v. Nathusius-Königsborn, W.,** *Untersuchungen über nicht-celluläre Organismen etc. Berlin 1877.*
82. **Odier, A.,** *Mémoire sur la composition chimique des parties cornées des insectes. Mém. Soc. Hist. nat. Paris, T. 1 (1823), p. 35.*
83. **Oesterlein, J.,** *Ueber den Magen des Flußkrebses. Müllers Arch., 1840, p. 390.*
84. **Offer, Th. R.,** *Ueber Chitin. Biochem. Ztschr., Bd. 7 (1907), p. 117.*
85. **Ost, J.,** *Zur Regeneration der Extremitäten bei den Arthropoden. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 22 (1906), p. 289.*
86. **Pagenstecher, M.,** *Häutungen von Mantis religiosa. Arch. f. Naturgesch., 1864, p. 7.*

87. **Pancritius, P.,** *Beitrag zur Kenntnis der Flügelentwicklung bei den Insekten. Inaug.-Diss. Königsberg 1884.*
88. **Pantel, E.,** *Sur le clivage de la cuticule, en tant que processus temporaire ou permanent. Compt. rend Acad. Paris, T. 126 (1898).*
89. **Payen,** *Propriétés distinctives entre les membranes végétatives et les enveloppes des Insectes et des Crustacées. Compt. rend. Acad. Paris, T. 17 (1843), p. 227.*
90. — *Rapport sur le mémoire des M. M. Loewig et Kölliker. Ann. de Sc. nat., T. 5 (1846), p. 240.*
91. **Peligot, E.,** *Sur la composition de la peau des vers à soie. Compt. rend. Acad. Paris, T. 47 (1858), p. 1034.*
92. **Perrier, A.,** *Etudes sur l'organisation des Lombrics terr. Arch. d. Zool. expér., T. 3 and 11.*
93. **Plotnikow, W.,** *Ueber die Häutung und über einige Elemente der Haut bei den Insekten. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 76 (1904), p. 333.*
94. **Réaumur, E.,** *Sur les diverses reproductions qui se font dans les Ecrevisses. Mém. de l'Acad. de Sc., 1712, p. 226.*
95. — *Observations sur la mue des Ecrevisses. Ebenda, 1718, p. 263.*
96. **Reichard, Ad.,** *Ueber Cuticular- und Gerüstsubstanzen bei wirbellosen Tieren. Inaug.-Diss. Heidelberg 1903.*
97. **Rengel, C.,** *Ueber die periodische Abstoßung und Neubildung des gesamten Mitteldarmepithels bei Hydrophilus. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 63 (1898).*
98. **Rössler, R.,** *Die Bildung der Radula bei den cephalophoren Mollusken. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 41 (1885), p. 447.*
99. **Rottmann, H.,** *Ueber die Embryonalentwicklung der Radula bei den Mollusken. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 70 (1901), p. 236.*
100. **Rücker, A.,** *Ueber die Bildung der Radula bei Helix pomatia. 22. Ber. d. oberhess. Ges. f. Natur- u. Heilkunde Gießen, 1883.*
101. **Rymer, Jones Th.,** *On the moulting process in the Cray-fish. Ann. of Nat. Hist., Vol. 4 (1840), p. 141.*
102. — *Ueber die Häutung der Krebse. Frorieps Notizen, Bd. 12 (1839), p. 83.*
103. — *Ueber das Häuten des Krebses. Isis 1844, p. 912.*
104. **Schäfer, J.,** *Ueber Tiercellulose. Ann. d. Chem. u. Pharm., Bd. 160 (1871), p. 312.*
105. **Schepotieff, A.,** *Untersuchungen über den feineren Bau der Borsten einiger Chätopoden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 74 (1903), p. 656.*
106. **Schiefferdecker, E.,** *Beitrag zur Kenntnis des feineren Baues der Tänien. Jen. Ztschr., Bd. 8 (1874).*
107. **Schmidt, C.,** *Zur vergleichenden Physiologie der niederen Tiere, Braunschweig 1845.*
108. **Schnabel, H.,** *Ueber die Embryonalentwicklung der Radula bei den Mollusken. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 74 (1903), p. 616.*
109. **Schulz, F. N.,** *Kommt in der Sepiaschulpe Cellulose vor? Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 29 (1900), p. 124.*
110. **Schultz, E.,** *Ueber die Regeneration von Spinnenfüßen. Trav. Soc. nat. St. Pétersbourg, T. 29 (1898), p. 94.*
111. **Schweikert, A.,** *Die Bildung der Eihüllen und ihrer Anhänge bei den Chitonen. Zool. Anz., Bd. 27 (1904), p. 636.*
112. **Semper, C.,** *Zum feineren Bau der Molluskenzunge. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 9 (1858).*
113. — *Ueber die Bildung der Flügel, Schuppen und Haare bei den Lepidopteren. Ebenda, Bd. 8 (1857), p. 326.*
114. **Sollas, B. J.,** *The molluscan radula: its chemical composition and some points in its development. Quart. Journ. of micr. Sc., Vol. 51 (1907), p. 115.*
115. **Städeler, G.,** *Untersuchungen über das Fibroin, Spongin und Chitin. Ann. d. Chem. u. Pharm., Bd. 111 (1859), p. 21.*
116. **Stein, F.,** *Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insekten. I. Monogr. Die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer, Berlin 1847.*
117. **Sukatschoff, B.,** *Ueber den feineren Bau einiger Cuticulae und die Spongienfasern. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 66 (1899), p. 384.*
118. — *Nochmals über das chemische Verhalten des Cocons von Hirudo. Zool. Anz., Bd. 24 (1901), p. 604.*
119. **Sundwick, E. E.,** *Zur Konstitution des Chitins. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 5 (1881), p. 384.*
119a. **Taunreuther, Geo. W.,** *Origin and development of the wings of Lepidoptera. Arch. f. Entw.-Mechan., Vol. 29 (1910), p. 275.*
120. **Tichomiroff, A.,** *Chemische Studien über die Entwicklung der Insekteneier. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 9 (1885), p. 518 u. 566.*

121. **Timm,** *Beobachtungen an Phreoryctes Menkeanus und Nais. Arb. d. Zool.-zootom. Inst. Würzburg, Bd. 6 (1883), p. 109.*
122. **Toldt, C.,** *Ueber den feineren Bau der Cuticula von Ascaris megalocephala. Arb. d. Zool. Inst. Wien, Bd. 11 (1899).*
123. **Tower, W.,** *Observations on the structure of the exuvial glands. Zool. Anz. 1902.*
124. **Troschel, F. H.,** *Das Gebiß der Schnecken, Berlin 1856.*
125. **Tullberg, T.,** *Studien über Bau und Wachstum des Hummerpanzers und der Molluskenschalen. Kongl. Svensk. Vetensk.-Akad. Handl., N. F. Bd. 19 (1882).*
126. **Valentin, G.,** *Ueber die Organisation des Hautskelettes der Crustaceen. Repert. f. Anat. u. Physiol., Bd. 1 (1837).*
126a. — *Die Untersuchungen von Pflanzen- und Tiergeweben im polarisierten Licht.*
127. **Verson, E.,** *Di una serie di nuovi organi escretori scoperti nel filugello. R. Staz. bacol. di Padova 1890.*
128. **Vitzou A. N.,** *Recherches sur la structure et la formation des téguments chez les Crustacées décapodes. Arch. de Zool. éxper., T. 10 (1882).*
129. **Voigt, W.,** *Die Varietäten der Branchiobdella Astaci. Zool. Anz., Bd. 6 (1883), No. 134.*
130. — *Beiträge zur feineren Anatomie und Histologie von Branchiobdella varians. Arb. a. d. Zool.-zootom. Inst. Würzburg, Bd. 8 (1886).*
131. **Vogt, C.** *und* **Yung,** *Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie, Bd. 1 u. 2 (1888).*
132. **Wagner, V.,** *La régénération des organes perdus chez les Araignées. Bull. Soc. Nat. Moscou, 1887, p. 871.*
133. — *La mue des Araignées. Ebenda, (7) T. 6 (1888), p. 281.*
134. **Wege, W.,** *Morphologische und experimentelle Studien an Asellus aquaticus. Zool. Jahrb. von Spengel, Abt. f. allg. Zool. u. Physiol., Bd. 30 (1911), p. 217.*
135. **Weismann, J.,** *Die nachembryonale Entwicklung der Musciden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 14 (1864).*
136. **Wester, D. H.,** *Ueber die Verbreitung und Lokalisation des Chitins im Tierreiche. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Geograph. u. Biol. d. Tiere, Bd. 28 (1910), p. 531; auch Arch. f. Pharm., 1909, p. 282.*
137. **Williamson, E.,** *On some histological features in the shells of the Crustacea. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 8 (1860), p. 35.*
138. **Winterstein, E.,** *Zur Kenntnis der Tiercellulose oder des Tunicins. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 18 (1894), p. 43.*
139. — *Zur Kenntnis der in den Membranen der Pilze enthaltenen Bestandteile. I u. II. Ebenda, Bd. 19 (1894), p. 521; Bd. 21 (1895), p. 134.*
140. **Wirén, E.,** *Kongl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar,. Bd 24 (1890—1901).*
141. **van Wisselingh, C.,** *Mikrochemische Untersuchungen über die Zellwände der Fungi. Pringsh. Jahrb., Abt. 1, 31. Jahrg. (1898), p. 619.*
141a. **Witting, E.,** *Ueber das Blut einiger Crustaceen und Mollusken. Journ. f. prakt. Chem., Bd. 73 (1858), p. 121.*
142. **Zander, E.,** *Vergleichende und kritische Untersuchungen zum Verständnis der Jodreaktionen des Chitins. Pflügers Arch., Bd. 66 (1897), p. 545.*
143. **Zenker, E.,** *Monographie der Ostracoden. Arch. f. Naturgesch., 1854, p. 1.*
144. **Zsigmondy, E.,** *Die Kolloïde 1912.*

VIII. Der Mantel der Tunicaten.

Sowohl in morphologisch-histologischem Sinne, als auch hinsichtlich seiner chemischen Zusammensetzung gehört der Mantel der Tunicaten zu den allermerkwürdigsten Cuticularbildungen. In ersterer Beziehung unterscheidet er sich im völlig entwickelten Zustande durch das Vorhandensein zahlreicher Zellen, die ihm den Charakter eines „Gewebes“ im Sinne der Skelettsubstanzen der Wirbeltiere (Bindegewebe, Knorpel, Knochen) verleihen, von allen bisher betrachteten echten Cuticularbildungen. Chemisch aber steht er in der Reihe tierischer Skelettbildungen einzig da durch das reichliche Vorkommen einer der pflanzlichen Cellulose sehr ähnlichen und vielfach mit ihr identifizierten Substanz (Tunicin, tierische Cellulose). Nachdem C. Schmidt (24) schon im Jahre 1845 entdeckt hatte, daß

der Mantel von *Phallusia mamillata* nach Behandlung mit kochender konzentrierter Kalilauge und verdünnten Säuren vollkommen unverändert blieb und keinen N mehr enthielt, und daß seine Zusammensetzung im wesentlichen der Cellulose entsprach, haben LÖWIG und KÖLLIKER (16, 17) im Jahre 1846 die chemische Eigentümlichkeit des Tunicatenmantels genau untersucht und auch eine eingehende, dem damaligen Standpunkte der Histologie entsprechende Beschreibung des Mantel-„Gewebes" einer Anzahl von Tunicaten-Species gegeben. Im Jahre 1851 hat dann der Botaniker H. SCHACHT (23), einer Anregung JOH. MÜLLERS folgend, den Mantel von *Phallusia mamillata* und *Cynthia microcosmus* untersucht und wertvolle ergänzende Beobachtungen veröffentlicht. Es folgt dann die Arbeit von O. HERTWIG (9) aus dem Jahre 1873, welche noch heute die Grundlage unserer Kenntnisse auf diesem Gebiete bildet.

A. Anatomisches und physikalische Eigenschaften.

Die eigentliche Mantelmasse (Tunica externa, Cellulosemantel, Testa), die bei den Salpen die Hauptmasse des ganzen Tieres ausmacht (Fig. 232), bildet bei den Pyrosomen und zusammengesetzten Ascidien die allen Individuen gemeinsame Grundmasse des Stockes, in welcher keine Linien die Grenzen des zu jedem Individuum ursprünglich gehörenden Mantelstückes mehr andeuten (Fig. 232, *4*). In beiden Fällen ist die Substanz des Mantels gallertig-weich und durchscheinend. Von geringerer Dicke, aber derb-lederartig und dunkel gefärbt erscheint er bei den Cynthien (äußerlich oft baumrindenartig). Zwischen dem Mantel und der äußeren Körperoberfläche findet sich stets eine einfache Lage von platten Epithelzellen, welche der eigentlichen Epidermis entsprechen und als deren Absonderungsprodukt der Mantel zu betrachten ist. Bei *Cynthia papillata* und *microcosmus* handelt es sich nach F. E. SCHULZE um ein hohes Zylinderepithel (Fig. 234 A). An Stellen, wo man vom Mantel die Zellenlage abgestreift hat, sieht man nach O. HERTWIG noch deutlich die Konturen der einzelnen Zellen, indem jede in einer kleinen Aushöhlung der Grundsubstanz des Mantels gleichsam in diese eingelassen liegt. In einzelnen Fällen (*Phallusia mamillata, Cynthia microcosmus*) dringen aus dem unterliegenden Bindegewebe Blutgefäße in den Cellulosemantel ein, indem sich zunächst Ausstülpungen der Epidermiszellenlage bilden, denen das Bindegewebe Schritt für Schritt folgt.

In allen Fällen, wo der Cellulosemantel eine ansehnlichere Dicke erreicht, finden sich regelmäßig in größerer oder geringerer Zahl Zellen in demselben, welche durch ihre verzweigte Sternform oft täuschend Bindegewebszellen gleichen und in der Tat auch meist als solche bezeichnet wurden. So beschreibt O. HERTWIG den Mantel der Salpen, Pyrosomen, kompositen Ascidien und einigen Phallusien als aus einer „homogenen Grundmasse" bestehend, „in welche spärliche kleine Bindegewebszellen eingestreut sind". Nach Zusatz von $J + H_2SO_4$ treten dieselben deutlicher hervor und lassen sich dann oft selbst Verbindungen benachbarter Zellen durch Ausläufer konstatieren. Die Form dieser Zellen kann bei verschiedenen Arten sehr wechselnd sein, bald rundlich, bald keulen- oder spindelförmig mit mehr oder minder deutlicher Verästelung (Fig. 233). Einzelne dieser Zellen können Pigment führen, dessen Farbe nach den Arten rot, gelb, grün, braun etc. sein kann. Amöboïde Bewegungen dieser Zellen hat schon KÖLLIKER beobachtet. In manchen Fällen bilden die in der cuticularen Grundsubstanz des Mantels eingeschlossenen Zellen im Innern Vakuolen. Dies ist im extremen Maße der Fall bei einigen Phallusien (*Ph. mamillata*). Hier liegen in einer spärlichen Grundsubstanz „große rundliche Hohlzellen mit wandständigem Kern, die embryonalen Chordazellen ganz ähnlich sehen und oft nur durch eine dünne Scheidewand voneinander getrennt sind" (O.

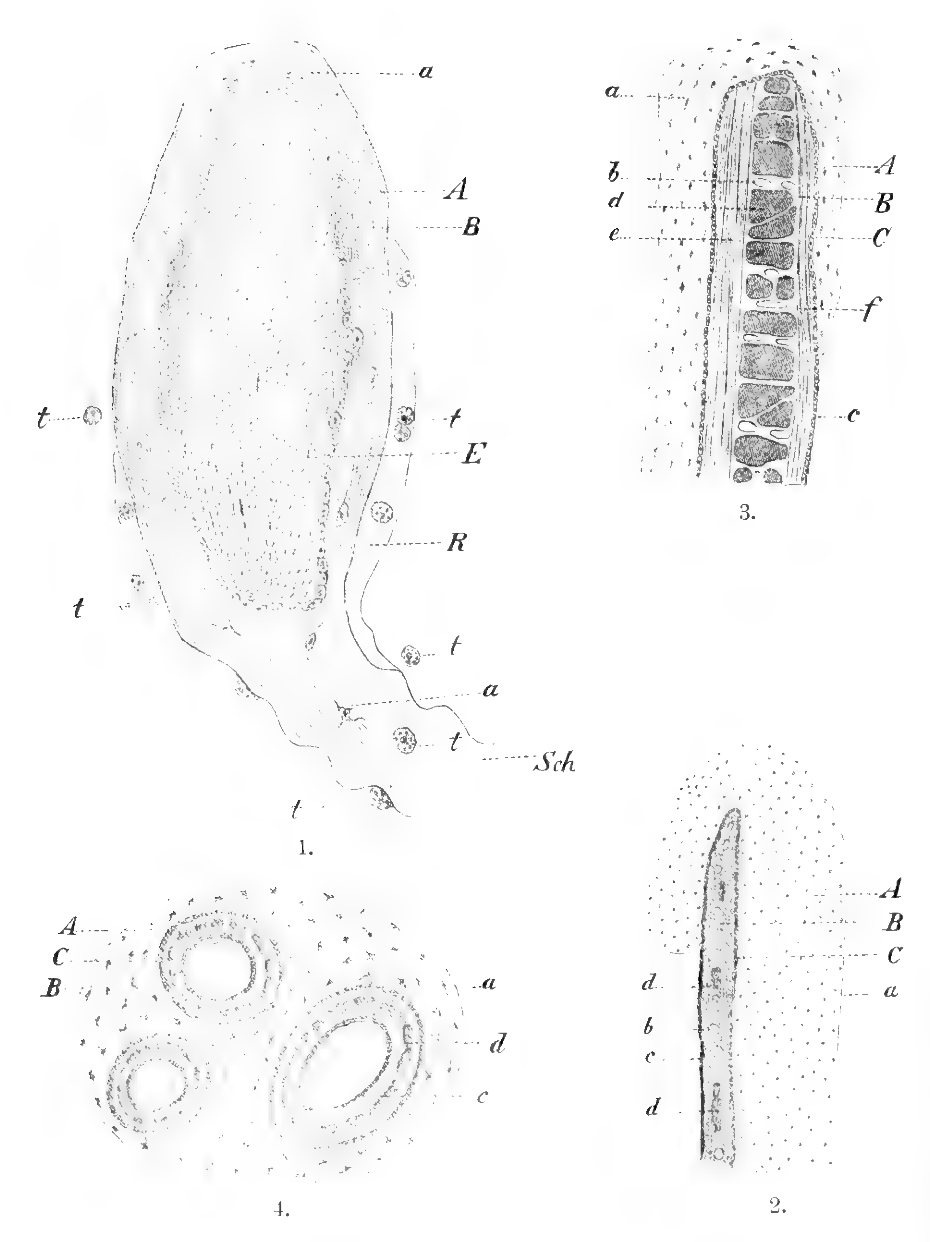


Fig. 232. 1. Ausgeschlüpfter Embryo von *Phallusia mamillata*, dessen Schwanz schon rückgebildet ist. *A* Cellulosehülle, *B* Mantelepithel, *E* Leib des Embryo, *t* Testazellen, *R* Reste anklebender Eihüllen, *Sch* Cellulosehülle des rückgebildeten Schwanzes. 2. Längsschnitt durch die Ingestionsöffnung von *Cynthia polycarpa*. *A* Cellulosemantel, *C* Mantelepithel, *a* „Bindegewebszellen", *b* Blutsaum, *c* inneres Epithel (Fortsetzung der Epidermis), *d* Ringmuskelbündel, *e* äußere Längsmuskeln. 3. Ein ebensolches Präparat von *Salpa costata*. 4. Schnitt durch den Stock einer kompositen Ascidie (*Botryllus* spec.). Bezeichnungen wie oben. (Nach O. Hertwig.)

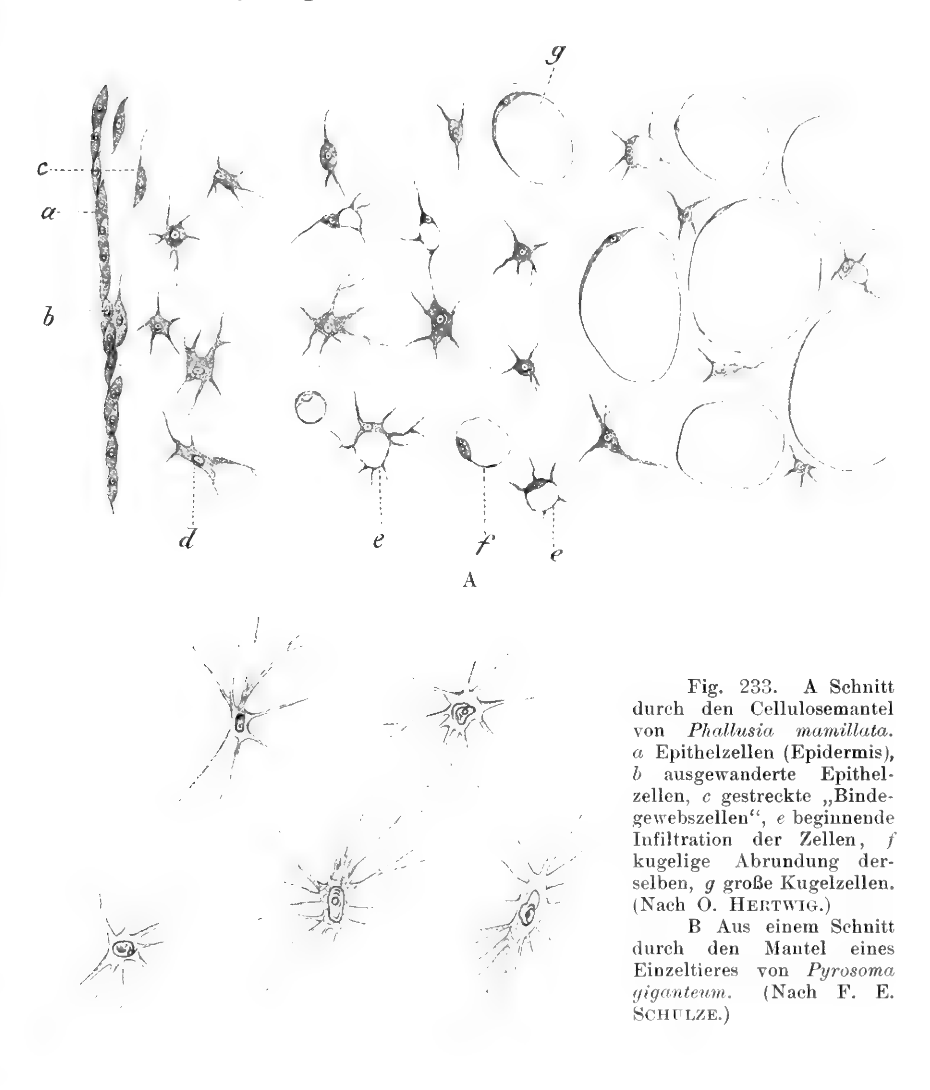


Fig. 233. A Schnitt durch den Cellulosemantel von *Phallusia mamillata*. *a* Epithelzellen (Epidermis), *b* ausgewanderte Epithelzellen, *c* gestreckte „Bindegewebszellen", *e* beginnende Infiltration der Zellen, *f* kugelige Abrundung derselben, *g* große Kugelzellen. (Nach O. HERTWIG.)
B Aus einem Schnitt durch den Mantel eines Einzeltieres von *Pyrosoma giganteum*. (Nach F. E. SCHULZE.)

HERTWIG). Dazwischen liegen andere, nicht vakuolisierte Elemente mit Ausläufern (Fig. 233 A). F. E. SCHULZE faßte jene oft riesige Dimensionen erreichenden Blasenzellen als die eigentlichen embryonalen Mantelzellen auf, während O. HERTWIG zeigte, daß es sich hier um sekundäre Veränderungen (Vakuolisierung) ursprünglich spindel- oder sternförmiger Zellkörper handelt. An Querschnitten findet man in den jüngsten Mantelschichten nahe der Epidermis (Ektoderm) stets nur rein plasmatische Sternzellen und zwischen diesen und den in den äußeren alten Schichten der Cuticula gelegenen Blasenzellen alle denkbaren Uebergänge (Fig. 233 A) der Vakuolisierung. Ueber die Verteilung der „Bindegewebszellen" und der aus ihnen hervorgegangenen Blasenzellen im Mantel von *Phallusia mamillata* verdanken wir namentlich SCHACHT (l. c.) sehr genaue Angaben. An der Innenseite des Mantels, nach außen vom Epithel folgt eine ziemlich ansehnliche homogene Schicht mit gestreckten Zellen, deren Längs-

achse der Mantelfläche parallel gerichtet ist. Vereinzelt kommen auch kleine Kugelzellen vor. Auf diese folgt dann die blasige Gewebsschicht. Anfangs sind die einzelnen Blasen noch etwas kleiner, später, durch beträchtlichere Zellens ubstanz mehr von der Innenfläche entfernt, erreichen sie ihre größte Ausdehnung und dann bildet die Zwischensubstanz meist nur noch zarte Zwischenwände.

Was diese letztere selbst betrifft, so bietet sie nicht in allen Fällen das gleiche Aussehen. Hyalin und anscheinend strukturlos bei Phallusien, Ascidien, Salpen, *Pyrosoma*, *Aplidium* und *Botryllus*, zeigt sie namentlich bei Cynthien eine sehr deutlich faserige Struktur, deren Einzelheiten von allergrößtem Interesse sind, denn wir finden hier sozusagen in Cellulose ausgeführt genau dieselben Strukturen, wie sie uns in Kalkfasern bei den Gastropodenschalen, in solchen aus Chitin oder ähnlichen organischen Substanzen in der Cuticula der Arthropoden und Würmer schon bekannt sind und wie wir sie im folgenden auch in bindegewebigen Häuten und in den Knochen der Wirbeltiere wiederfinden werden. Am genauesten hat F. E. SCHULZE die betreffenden Verhältnisse studiert und ich werde mich daher hauptsächlich an seine Darstellung halten. An einem durch die ganze Dicke des Mantels von *Cynthia papillata* geführten Schnitt (Fig. 234 A) wechseln „Lagen von Fasern ab, in deren einer die Faserrichtung stets der Längsachse des Tieres parallel (meridional), in der anderen aber stets senkrecht zur Achse des Tieres, dasselbe umkreisend, also äquatorial liegt. Außerdem biegen häufig Fasern aus einer Schicht nach innen oder außen um, wie es scheint, in der nächsten mit rechtwinklig veränderter Richtung fortlaufend. Die Dicke dieser einzelnen Lagen oder Schichten nimmt von innen nach außen zu stetig ab, wogegen die äußeren Schichten fester gewebt sind, d. h. es liegen in ihnen die Fasern dichter aneinander. Durch diesen eigentümlichen Bau ist es bedingt, daß man auf Schnitten, sowohl senkrecht als parallel zur Längsrichtung des Tieres stets abwechselnd Züge von horizontal liegenden Fasern und solchen Schichten findet, in denen nur die Querschnitte der Fasern als dunkle resp. helle Punkte erscheinen" (Fig. 234). Eine ganz analoge Abwechslung der Verlaufsrichtung von Cellulosefasern hatte schon früher auch SCHACHT im Mantel einer anderen *Cynthia*-Art (*C. chilensis*) beobachtet (Fig. 234 B, C).

Sehr charakteristisch gestaltet sich das Verhalten dieser Fasern, wie überhaupt des Cellulosemantels der Tunicaten bei Untersuchung im polarisierten Lichte. F. E. SCHULZE fand in allen von ihm geprüften Fällen Doppelbrechung und zwar stand die Stärke derselben in geradem Verhältnis zur Dichtheit und Festigkeit der Cellulosemasse. Die stärkste Doppelbrechung besitzen jedenfalls die Mäntel mit faseriger Struktur, die sich ja auch durch ihre lederartige Härte vor den übrigen auszeichnen. „Zerfasert man ein Stückchen von einem *Cynthia*-Mantel und bringt die mehr oder weniger gesonderten Fasern und Faserzüge zwischen gekreuzte Nicols, so sieht man die unter $\pm 45^{0}$ orientierten Fasern in schönem weißen Lichte auf dem dunklen Grunde leuchten und zwar so stark, daß man selbst die einzelnen Fasern und Fibrillen deutlich und scharf erkennt; die unter 0^{0} und 90^{0} orientierten Fasern bleiben unsichtbar. Mit einer Gipsplatte Rot I. Ordnung erscheinen die erst leuchtenden Fasern je nach der Lage blau oder gelb und zwar in der Weise, daß die Farbe der einer gleich orientierten, quergestreiften Muskelfaser korrespondiert." SCHULZE untersuchte dann Längs- oder Querschnitte durch die Dicke des Mantels, bei denen man, wie schon erwähnt, „wegen der eigentümlichen Anordnung der Faserlagen stets abwechseln eine Lage von Fasern quer, d. h. senkrecht auf die Längsrichtung derselben durchschneidet, die andere nur in der Längsrichtung der Fasern spaltet. Hierbei zeigt sich nun zwischen gekreuzten Nicols folgendes überraschend schöne Bild.

„Die der Länge nach horizontal liegenden Faserzüge erglänzen bei einer Orien-

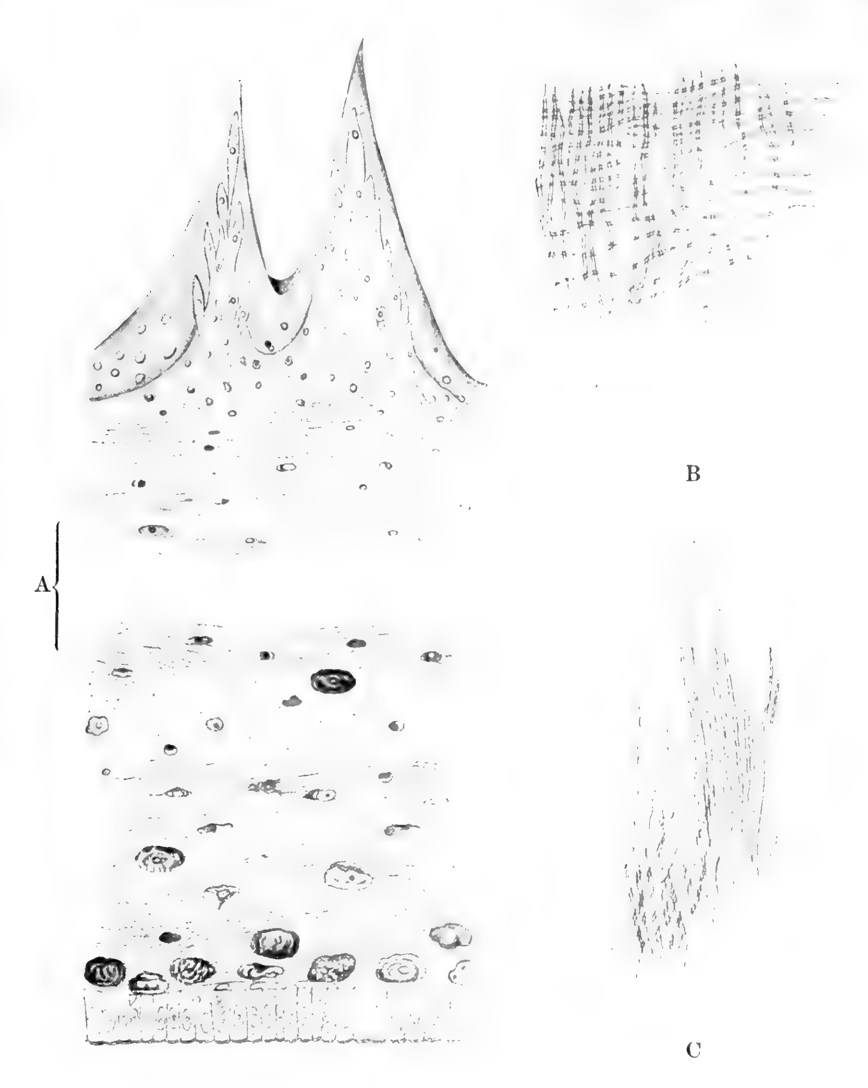
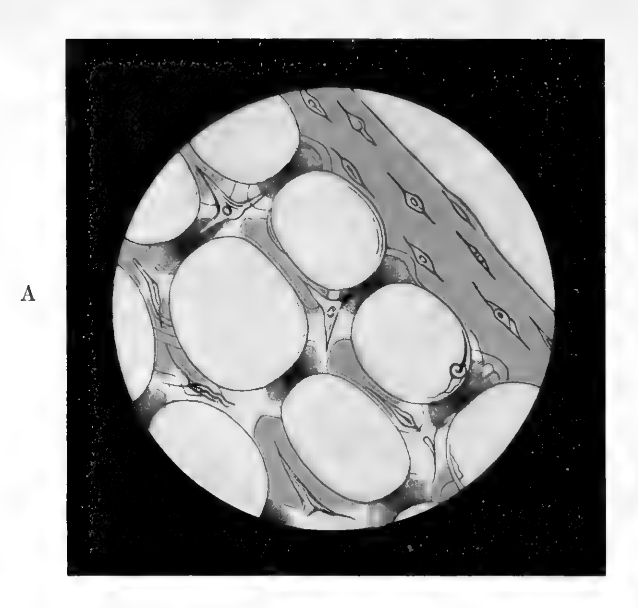


Fig. 234. A Schnitt aus dem Mantel von *Cynthia papillata* senkrecht zur Längsachse des Tieres, äquatorial geführt. In der Mitte ist, um Raum zu sparen, ein Stück ausgelassen. (Nach F. E. SCHULZE.)

B u. C. Partien einer dünnen, mit Aetzkali gekochten Schicht des Mantels von *Cynthia microcosmus* mit Zusatz von Chlorzinkjodlösung (die Fasern sind im Original blau). In B laufen die Fasern in der einen Schicht senkrecht, in der folgenden wagrecht (allgemeinster Fall); in C verlaufen sie in der einen Schicht senkrecht, in der anderen schräg aufsteigend (seltener Fall). (Nach H. SCHACHT.)

tierung unter $\pm 45^0$ im schönsten weißen Lichte, während die dazwischen liegenden Schichten der quer durchschnittenen, also von oben in ihrer Längsachse gesehenen Fasern (Faserquerschnitte) unter jedem Azimuthe vollständig dunkel bleiben (Fig. 235B). Mit Gipsplättchen erscheinen die horizontal liegenden Fasern natürlich wieder unter einer Orientierung von $\pm 45^0$ im gelben resp. blauen Lichte, während die senkrecht stehenden, die Querschnitte, die Farbe des roten Grundes zeigen.“ Aus diesen Beobachtungen folgt, daß sich die Cellulosefasern des Tunicatenmantels

A



B

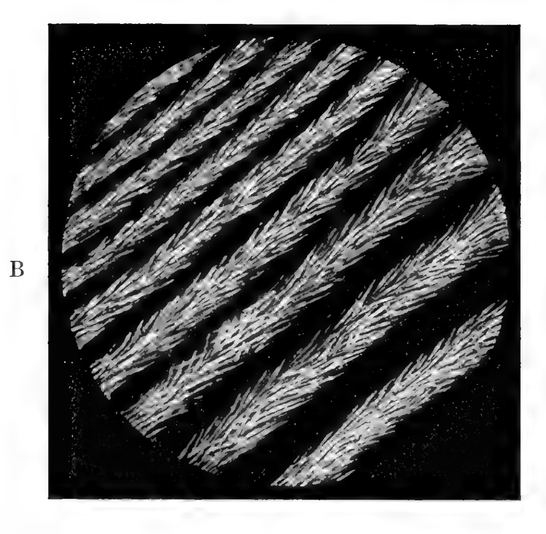


Fig. 235. A Schnitt aus der inneren Partie des Mantels von *Phallusia mammillaris* bei gekreuzten Nicols mit eingeschobenem Gipsblättchen. Rot, I. O. B Schnitt aus dem Mantel von *Cynthia papillata*, meridional geführt, zwischen gekreuzten Nicols. (Nach F. E. SCHULZE.)

optisch ganz ebenso verhalten, wie Chitinfasern, Sehnen oder Muskelfibrillen. Da nun auch die Anordnung der Fasern im Mantel mit der im Arthropodenpanzer oder in der Cuticula vieler Würmer bis in Einzelheiten übereinstimmt, so liegt darin ein weiterer und, wie mir scheint, sehr zwingender Beweis für die Annahme, daß in allen den genannten Fällen die Fibrille das elementare Strukturelement darstellt.

Etwas verwickelter gestaltet sich das optische Verhalten bei denjenigen Mänteln, deren Grundsubstanz von hyaliner und scheinbar homogener Beschaffenheit ist. „Betrachten wir zunächst einen Schnitt aus dem Mantel von *Phallusia*, so erhalten wir an dem mit den großen Hohlzellen versehenen Teile Bilder, welche eine ganz überraschende Aehnlichkeit mit denjenigen zeigen, welche von einem beliebigen, aus Cellulose aufgebauten Pflanzengewebe erhalten werden. Die ganze zwischen den

großen Blasen- und kleineren Spindelzellen gelegene Substanz bricht das Licht doppelt. Es erscheinen daher gerade so wie beim pflanzlichen Gewebe, wenn man von den großen Hohlzellen ausgeht, im Umkreise derselben die den neutralen Achsen entsprechenden Partien der Grundsubstanz bei gekreuzten Nicols dunkel, bei Anwendung eines Gipsplättchens rot, die unter $\pm 45^0$ orientierten Partien dagegen helleuchtend resp. blau oder gelb, und zwar treten diese Farben in derselben Richtung wie beim Pflanzengewebe auf" (Fig. 235 A). Da, wie wir sehen werden, alle im Tunicatenmantel vorhandenen Zellen demselben nicht ursprünglich angehören, sondern sekundär einwandern und oft zu bedeutender Größe anschwellen, so liegt hier der bemerkenswerte Fall vor, daß die optischen Eigenschaften einer ursprünglich gleichartigen Cuticularsubstanz durch die im wesentlichen mechanische Wirkung zelliger Elemente verändert werden. Leider ist über das optische Verhalten des Mantels vor der Zelleinwanderung nichts bekannt, doch darf es wohl als sicher gelten, daß die besondere Anordnung doppeltbrechender Elemente in der Umgebung der großen Vakuolenzellen nur durch diese selbst bedingt ist. Man könnte sich denken, daß zunächst regellos in der gallertig-zähen Grundsubstanz verteilte doppeltbrechende Teilchen (im Sinne Nägelis) durch die sich stetig ausdehnenden kugeligen Blasenzellen in eine zur Peripherie derselben tangentiale Lage gebracht werden, etwa ver-

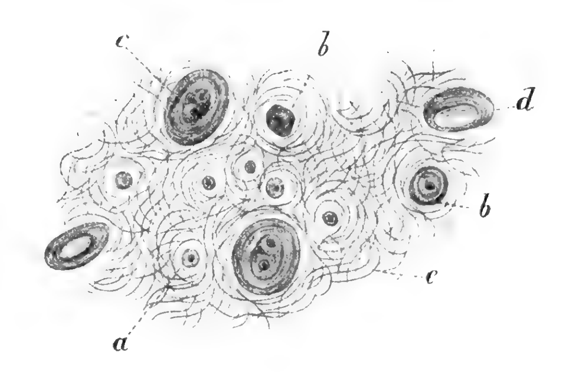


Fig. 236. Querschnitt durch den Mantel von *Cynthia mytiligera*. Man sieht die Zellen von Faserknäueln umgeben. (Nach O. Hertwig.)

gleichbar den Vorgängen, wie sie sich bei der Schalenbildung von *Orbitolites* nach Rhumbler abspielen (vgl. p. 458). Doch halte ich es für wahrscheinlicher, daß die doppeltbrechenden Teilchen schon vor der Zelleinwanderung in Micellarreihen geordnet sind, die zum Teil der Längsachse des Tieres parallel, anderenteils aber senkrecht dazu verlaufen. Denkt man sich inmitten einer solchen (mikroskopisch nicht sichtbaren) Fasermasse einen an Größe zunehmenden kugeligen Körper, so ist leicht ersichtlich, daß sich die einzelnen Fibrillen allseitig ausbiegen und der Oberfläche der Kugel anschmiegen werden, so daß, wenn sie dieselben optischen Eigenschaften wie die unmittelbar sichtbaren Fasern des *Cynthia*-Mantels besitzen, das Bild zwischen gekreuzten Nicols sich ohne weiteres erklärt. Zugunsten einer solchen Annahme darf vielleicht angeführt werden, daß eine solche Faseranordnung bei gewissen Cynthien sich direkt beobachten läßt (Fig. 236).

Wie dem aber auch sein mag, als sichere Tatsache darf gelten, daß es in der Umgebung der großen Blasenzellen des *Phallusia*-Mantels zu einer optisch nachweisbaren Differenzierung (Struktur) der Grundsubstanz kommt, die uns berechtigt, von der Bildung einer Art von „Membran" zu sprechen, ohne daß dabei eine aktive (vitale) Beeinflussung seitens jener Zellen anzunehmen wäre. Es handelt sich offenbar lediglich um einen mechanischen (Spannungs-)Effekt, welchen die eingewanderten wachsenden Zellkörper auf die umgebende Zwischensubstanz ausüben, die, wie wir sehen werden, nicht als ein Abscheidungsprodukt jener aufzufassen ist, sondern vom

Epithel (Epidermis) erzeugt wird. Die vollkommene Uebereinstimmung des optischen Verhaltens mit dem des Zellwandgerüstes eines Pflanzenparenchyms legt den Gedanken nahe, daß solche Druckwirkungen auch hier die endgültige Anordnung doppeltbrechender Teilchen innerhalb der ursprünglich einfachbrechenden Membransubstanz mitbedingen, die man in gewissem Sinne ja auch als Zwischensubstanz der lebenden, sich vergrößernden Plasmakörper auffassen kann. In einem gewissen Stadium der Entwicklung üben diese letzteren offenbar einen Druck auf die noch weiche, dehnbare Membransubstanz aus, der dieselbe seitlich in tangentialer Richtung auseinanderzudehnen bestrebt ist, ganz ähnlich, wie dies RHUMBLER von der aufquellenden Kammersarkode in bezug auf die neugebildeten konzentrischen Wände der *Orbitolites*-Schale nachgewiesen hat (vgl. oben p. 458, Fig. 52).

B. Die chemische Zusammensetzung des Mantels.

Wenngleich N-haltige Kohlehydrate (Chitin) oder doch solche enthaltende Körper (Knorpel) eine große Rolle als skelettbildende Substanzen bei Tieren spielen, so ist doch das Vorkommen N-freier Cellulose bei unzweifelhaft tierischen Organismen eine außerordentlich auffallende Tatsache. Schon 1845 beschrieb C. SCHMIDT (24) einen N-freien Gewebsbestandteil bei *Phallusia mamillata* und verglich denselben mit der Substanz der Pflanzenzellmembran. Er verwendete für seine Versuche die Hüllen der Tiere, welche nach Behandlung mit Wasser, Alkohol, Aether, verdünnten Säuren und Alkalien eine farblose, N-freie Substanz lieferten, welche in konzentrierter H_2SO_4 oder rauchender HNO_3 langsam zerfloß, in verdünnten Säuren dagegen, sowie in konzentrierter KOH-Lauge unlöslich war. Die Elementaranalyse ergab nach Abzug der Asche: C 45,38 Proz., H 6,47 Proz., welche Zahlen mit den für echte Cellulose gefundenen annähernd stimmen. Veranlaßt durch die Aufsehen erregende Mitteilung SCHMIDTS nahmen LÖWIG und KÖLLIKER (l. c.) ein Jahr später diesen Gegenstand wieder auf und untersuchten mehrere Species der verschiedenen Tunicaten-Gattungen. Sie fanden, daß beim Behandeln der Tiere mit verdünnten Laugen und Säuren dieselben ihre äußere Form vollständig beibehalten und nach genügender Einwirkung der Reagentien eine N-freie Substanz hinterlassen, die etwa $^2/_3$ des Mantels ausmachte. Bei der Elementaranalyse derselben erhielten sie folgende Zahlen: C 43,40 Proz., H 5,68 Proz. bzw. C 43,20 Proz., H 6,16 Proz. Es ist, wie v. FÜRTH (5) bemerkt, bezeichnend für die Ungläubigkeit, mit der man diese Tatsachen aufnahm, welche anscheinend die Grenzen zwischen Tier- und Pflanzenreich zu verwischen drohte, daß die Pariser Akademie sogleich eine aus 4 hervorragenden Naturforschern (DUMAS. MILNE-EDWARDS, BOUSSINGAULT und PAYEN) bestehende Kommission einsetzte, um die Richtigkeit der betreffenden Beobachtungen zu prüfen. Das Resultat war eine volle Bestätigung. Einen etwas abweichenden Standpunkt nahm BERTHELOT ein; er beschreibt die erhaltene N-freie Substanz als eine weiße, durchscheinende Masse von hornartiger Beschaffenheit, unlöslich in allen Lösungsmitteln. In feuchtem Zustand geschmeidig, wie Handschuhleder, zeigte sie unter dem Mikroskop eine faserige Struktur analog dem Tiergewebe; diese Eigenschaft betrachtete BERTHELOT als eine Verschiedenheit von der Pflanzencellulose. Ferner macht er die größere Widerstandsfähigkeit gegen Säuren und die schwächere Blaufärbung mit J + H_2SO_4 geltend.

„Da der Stoff“, schreibt BERTHELOT, „in bezug auf seine physikalischen Eigenschaften, Struktur und chemischen Charakter von der Pflanzenfaser ganz verschieden ist, habe ich für nötig befunden, ihn mit einem besonderen Namen zu belegen und nannte ihn Tunicin.“

Das mikrochemische Verhalten des Tunicatenmantels hatte inzwischen H. SCHACHT (l. c.) eingehender studiert. Ein Schnitt durch den Mantel von *Phallusia mamillata* wird nach Betupfen mit Jodlösung durch zufließende H_2SO_4 vom Rande her augenblicklich dunkelblau und es läßt sich auf das deutlichste feststellen, daß es nicht die Zellen sind, welche sich so färben, sondern die Zwischensubstanz. Mit Chlorzinkjod erfolgt keine Blaufärbung, während die Cellulose der Pflanzen im allgemeinen, wenn auch nicht augenblicklich, so doch nach einiger Zeit durch das Reagens schön blau oder violett gefärbt erscheint. Erwärmt man aber einen dünnen Schnitt vorher mit KOH-Lauge, wobei die Zellen aufgelöst werden, die Zwischenmasse aber im wesentlichen unverändert bleibt, so tritt mit Chlorzinkjod sofort eine schön violettblaue Färbung ein. Mazeriert man kleine Stücke des Mantels mit chlorsaurem Kali und HNO_3, so färben sie sich zitronengelb, erleiden aber sonst keinerlei Veränderungen. Mit Jod und H_2SO_4 tritt nach dem Auswaschen dieselbe blaue Färbung ein wie zuvor. Besonders bemerkenswert ist das Verhalten der „Fasern“ des *Cynthia*-Mantels, die sich mit Jod und H_2SO_4 immer sehr schön blau färben und daher in der Hauptsache sicher aus tierischer Cellulose bestehen.

Die Untersuchungen der Folgezeit waren dann hauptsächlich auf das Studium der Produkte hydrolytischer Spaltung gerichtet. Schon BERTHELOT hatte durch Eintragen der Schwefelsäurelösung des „Tunicins“ in kochendes Wasser, Neutralisieren mit Kreide und Eindampfen des Filtrates einen stark reduzierenden, mit Hefe vergärbaren Zucker erhalten. Bei ähnlichen Versuchen hatte dann FRANCHIMONT (6) Kristalle gewonnen, die das Aussehen der gewöhnlichen Glykose hatten. Den Beweis, daß es sich wirklich um solche handelte, lieferte später WINTERSTEIN (29, 30), der durch Lösen des Tunicins in 75-proz. H_2SO_4, Verdünnen der Lösung auf etwa $2^1/_2$ Proz. Säure und 3-stündiges Kochen einen rechtsdrehenden, gärungsfähigen Zucker erhielt, aus dem er durch Oxydation mit HNO_3 Zuckersäure und aus dieser ihr Silbersalz darstellen konnte. Untermischt war jedoch die entstandene Glykose noch mit einem anderen unbestimmbaren Kohlehydrat.

Nach den bis jetzt bekannten Erfahrungen stellt sich das Tunicin dar als ein nur C, H und O enthaltender Körper, dessen gewichtsprozentige Zusammensetzung der Formel $(C_6H_{10}O_5)$ entspricht. Man gewinnt ihn rein durch wiederholtes Kochen der Tunicatenmäntel mit konzentrierter KOH-Lauge, sowie starker HCl und darauf folgendes Extrahieren mit Alkohol und Aether. So erhält man das Tunicin in hornartigen weißen durchscheinenden Stücken, die in Wasser quellungsfähig sind. Von verdünnten und konzentrierten Alkalien wird die Substanz selbst in der Hitze nicht angegriffen. Auch überhitztes Wasser sowie konzentrierte HCl wirken darauf nicht ein. Kalte oder besser erwärmte konzentrierte HNO_3 verwandeln das Tunicin in ein in der Säure unlösliches Nitrierungsprodukt, das, gründlich ausgewaschen und getrocknet, auf dem Platinblech lebhaft verpufft. In Alkoholäther ist dasselbe löslich und bleibt beim Verdunsten der Lösung als kollodiumähnliches Häutchen zurück. Von konzentrierter

H_2SO_4 wird das Tunicin unter Aufquellen zu einer schleimigen Flüssigkeit gelöst, aus der man einen gärungsfähigen, kristallisierbaren rechtsdrehenden Zucker erhalten kann, der der Glykose entspricht. Von Pepsinsalzsäure, alkalischer Trypsinlösung sowie menschlichem Speichel wird das Tunicin nicht angegriffen. Ganz fein zerrieben löst es sich, wenn auch sehr langsam, in einem von Cross und Bevan angegebenen Gemisch von Chlorzink und HCl. Das einzige Lösungsmittel, aus dem das Tunicin durch Säuren als flockiger Niederschlag unverändert wieder abgeschieden werden kann, ist das Kupferoxydammoniak, in dem es jedoch lange nicht so leicht löslich ist, wie pflanzliche Cellulose. Von Jod-Chlorcalcium- und Chlorzinklösungen sowie von Jodjodkalium auf Zusatz von 50 Proz. H_2SO_4 wird das Tunicin schön blau gefärbt. Diese Jodfärbungen sind jedoch nicht immer ganz zuverlässig und hängen sehr von dem Prozentgehalt der Jodlösungen ab. Am sichersten erhält man eine schöne Blaufärbung, wenn man das Tunicin vor dem Betupfen mit der Jodlösung durch Einlegen in Wasser etwas aufquellen läßt (Reichard, 20). Nach Gilson (7) läßt sich die tierische Cellulose aus dem Mantel von *Phallusia* auch kristallinisch erhalten.

Sicher nachgewiesen wurde das Tunicin bis jetzt nur bei den Tunicaten. Angaben über das Vorkommen desselben bei anderen wirbellosen Tieren (Ambronn, 1) haben sich, wie schon früher besprochen wurde, als irrtümlich herausgestellt. Nach Halliburton (8) soll die schleimige Hülle, welche die Kolonien von *Ophridium versatile* (Wimperinfusor) umgibt, aus einer celluloseähnlichen Substanz bestehen. Ferner hat Zander (31) angegeben, daß die jungen, mit Kalilauge ausgekochten Zweige einer Campanularide (*Gonothyraea Lovenii*) sich mit J + H_2SO_4 blau färben, und daß die Lassaignesche Stickstoffprobe negativ ausfiel. Er glaubte daher, auch hier Tunicin gefunden zu haben. Reichard (l. c.) hat daraufhin außer *Gonothyraea* noch die Gerüste mehrerer Hydroïdpolypen untersucht und fand, daß sich dieselben nach mehrstündigem Auskochen mit KOH-Lauge und verdünnter HCl mit Jod und H_2SO_4 rotviolett färbten, eine Reaktion, die aber auch das Chitin (Chitosan) gibt (vgl. oben p. 811). Kupferoxydammoniak griff die gereinigten Gerüste selbst innerhalb 8 Tagen gar nicht an. Es scheint sich daher um Chitin zu handeln.

C. Die Bildung des Tunicatenmantels.

Nach O. Hertwig (l. c.) läßt sich das erste Auftreten des Cellulosemantels (bei *Phallusia*) zu einer Zeit beobachten, wo der Schwanz der Larve im Ei schon eine bedeutende Länge erreicht hat, indem sich dann bei stärkerer Vergrößerung erkennen läßt, „wie eine feine Kontur in einiger Entfernung rings um das äußere Epithel hinzieht“. Läßt man in diesem Stadium J und H_2SO_4 einwirken, so erscheint rings um die geschrumpfte innere Masse des braun gefärbten embryonalen Körpers ein schön blauer Saum. Es ergibt sich daher, daß der Cellulosemantel entsteht, „nachdem bereits die eigentliche Epidermis und die wichtigsten inneren Teile differenziert und angelegt sind, zunächst als eine zarte Cuticula, welche außen auf der Zellschicht der Epidermis aufliegt und von dieser ausgeschieden wird“. Allmählich treten dann in der dicker

werdenden Cuticula vereinzelt Zellen auf, deren mesodermaler Charakter gegenwärtig wohl als sichergestellt gelten darf. Dieser wesentlich veränderte Standpunkt für die Beurteilung des Tunicatenmantels ist hauptsächlich durch neuere Untersuchungen von Kowalewsky (12) und Seeliger (27) geschaffen worden, während O. Hertwig noch der Meinung war, daß die Zellen eingewanderte ektodermale Epithelzellen seien, unter deren Einfluß die Mantelmasse „in wirkliche Bindesubstanz übergeht". Der erstere lieferte den Nachweis, daß es bei den solitären Ascidien (*Phallusia*) Mesodermzellen sind, welche das Hautepithel durchwandern und in den zunächst nur von diesem letzteren gebildeten, noch völlig strukturlosen Cellulosemantel hineingelangen. Sehr treffend vergleicht er diesen Vorgang mit dem bekannten von Lymph- resp. Mesodermzellen verschiedener Vertebraten auf der Oberfläche der Schleimhäute und versucht die Funktion und Bedeutung der Ascidien-Mantelzellen aus deren mesodermalem Ursprung abzuleiten. In der Folge hat dann Salensky (22) gleiche Beobachtungen bei *Pyrosoma* gemacht. Seeliger (l. c.) fand Embryonen von *Salpa democratica-mucronata* sehr geeignet, um während des Lebens direkt unter dem Mikroskop die Auswanderung der Mesenchymzellen zu beobachten. Wie bei den Ascidien-Larven hat auch hier das ektodermale Hautepithel eine dünne glashelle, strukturlose Mantelschicht überall ausgeschieden, bevor die Aus- resp. Einwanderung der Zellen beginnt. Man sieht dann hier und da die im Blutstrom sich bewegenden freien Mesodermzellen an der Innenseite des Ektodermepithels anhaften und sich in die Zellen einbohren. Allmählich erfolgt dann der Durchtritt und es lassen sich alle einzelnen Stadien bis zum völligen Eindringen in den Cellulosemantel verfolgen, den sie nun oft bis an die äußere Grenze durchwandern (Fig. 237). Gewöhnlich zeigen die in den Mantel übergetretenen Zellen sehr lebhafte Formänderungen. An Schnittpräparaten von älteren Embryonen, die zum Ausschlüpfen bereit waren und in deren Cellulosemantel schon viele Zellen eingewandert sind, bilden die äußeren Zellenden des Ektoderms lange stachelförmige oder fadenähnliche Fortsätze, die, wie schon frühere Beobachter betont haben, zur Mantelabsonderung in Beziehung stehen („Sekretfäden Seeligers). So hat Salensky solche „Sekretfäden" (richtiger wohl als Plasmafortsätze zu bezeichnen, die offenbar den vertikalen Plasmafasern in vielen Chitincuticulae entsprechen) bei Pyrosomen beschrieben, die dadurch entstehen, daß sich die Ektodermzellen in je einen kleinen Fortsatz ausziehen, der durch die ganze Dicke der Celluloseschicht hindurchgeht und auf der Oberfläche der letzeren mit zugespitztem Ende aufhört. Die so häufige spätere Vakuolisierung der eingewanderten Zellen erfolgt nach Seeliger so, daß zunächst in der Peripherie des Plasmakörpers ein kleines bläschenförmiges Gebilde erscheint, welches sich rasch vergrößert und bald die ganze Zelle erfüllt (Fig. 237). Oft beginnt die Vakuolisierung schon, wenn die Mesodermzelle noch im Ektoderm steckt.

Literatur.

Tunicaten.

1. **Ambronn, H.**, *Cellulosereaktion bei Arthropoden und Mollusken. Mitteil. a. d. zool. Stat. zu Neapel, Bd. 9 (1890), p. 475.*
2. **Barrois, J.**, *Mém. sur les membranes embryonnaires d. Salpes, 1882.*

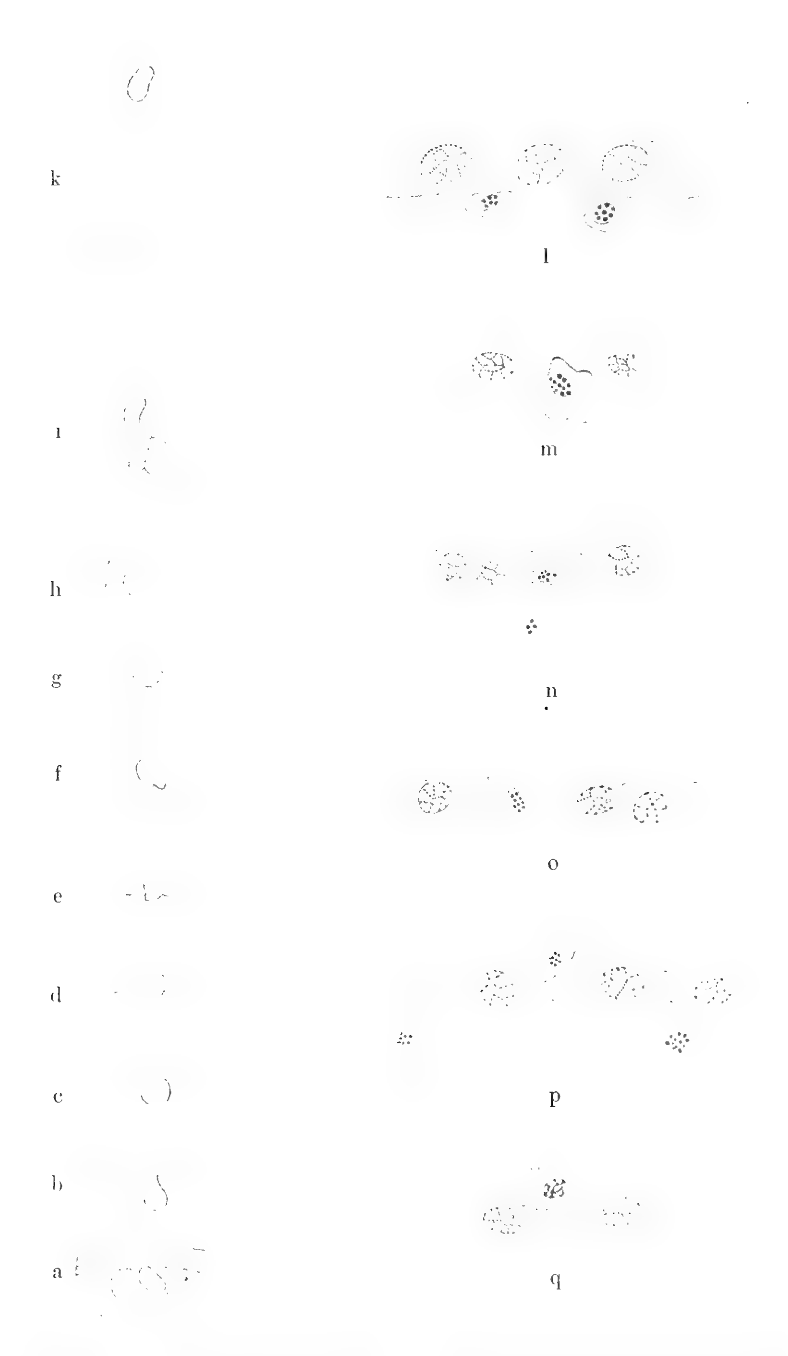


Fig. 237. a—k *Salpa democratica.* 10 aufeinanderfolgende Stadien der Auswanderung einer Mesodermzelle in den Cellulosemantel. Nur in i und k ist dieser letztere eingezeichnet. Der ganze Vorgang vollzog sich innerhalb einer halben Stunde. l *Clavelina lepadiformis.* Schnitt durch die Leibeswand eines jungen Embryos, in dessen dünnen Cellulosemantel noch keine Zellen eingetreten sind. m—q Verschiedene Stadien der Auswanderung von Mesenchymzellen in den Mantel. Aus einer Querschnittsserie durch eine eben festgesetzte Larve. (Nach Seeliger.)

3. **Berthelot, A.**, *Sur la transformation en sucre de la chitine et de la tunicine. Journ. de Physiol., T. 2 (1859), p. 577; gleichlautend auch: Compt. rend., T. 47 (1858), p, 22.*
4. — *Sur la cellulose et de la tunicine. Bull. de la Soc. chim. de Paris, T. 18 (1872), p. 9.*

4a. **Delage, Y.** und **Herouard,** *Traité de Zool. concr. Paris, T. 8 (1898), p. 295.*

5. **v. Fürth, O.**, *Vergleichend-chemische Physiologie der niederen Tiere, Jena. G. Fischer, 1903.*
6. **Franchimont, J.**, *Sur la cellulose animale ou tunicine. Compt. rend., T. 89 (1879), p. 755, u. Ber. d. Deutsch. Chem. Ges., Bd. 12 (1879), p. 1938.*
7. **Gilson, E.**, *La cristallisation de la cellulose et la composition chimique de la membrane végétale. La Cellule, T. 9 (1893), p. 397.*
8. **Halliburton, C.**, *Note on the chemical composition of the zoocytium of Ophrydium versatile. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. 25 (1886), p. 445.*
9. **Hertwig, O.**, *Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Cellulosemantels der Tunicaten. Jenaische Ztschr., Bd. 7 (1873), p. 46.*
10. **Hoppe-Seyler, F.**, *Ueber Chitin und Cellulose. Ber. d. Deutsch. Chem. Ges., Bd. 27 (1894), p. 3329.*
11. **Julin, Ch.**, *Les Ascidiens des côtes du Bonlounais. I. Recherches sur l'anatomie et l'embryogénie de Styelopsis grossularia. Bull. scient. de France et Belg., T. 24 (1892).*
12. **Kowalewsky, A.**, *Einige Beiträge zur Bildung des Mantels der Ascidien. Mém. Acad. St. Pétersbourg, Sér. 7, T. 38 (1892), No. 10.*
13. **Krohn, R.**, *Ueber Entwicklung der Ascidien. Müllers Arch., 1852. p. 320.*
14. **Krukenberg, F. W.**, *Vergleichend-physiologische Studien, Reihe 1, Abt. 5, 1881, p. 32, Anm.*
15. — *Vergleichend-physiologische Vorträge, 1886, p. 196.*
16. **Loewig, G.**, et **Kölliker, A.**, *Observation sur l'existence d'une substance ternaire identique avec la cellulose dans toute une classe d'animaux sans vertèbres, les Tuniciers. Compt. rend. Acad. Paris, T. 22 (1846), p. 38.*
17. — — *De la composition et la structure des enveloppes des Tuniciers. Ann. de Sc. nat., Sér. 3, T. 5 (1846), p. 193, u. Journ. f. prakt. Chem., Bd. 37 (1846), p. 439.*
18. **Lohmann, H.**, *Das Gehäuse der Appendicularien, sein Bau, seine Funktion und seine Entstehung, 1899.*
19. **Payen, A.**, *Rapport sur le mémoire du Loewig e Kölliker. Ann. d. Sc. nat., (3) T. 5 (1846), p. 240.*
20. **Reichard, Ad.**, *Ueber Cuticular- und Gerüstsubstanzen bei wirbellosen Tieren. Inaug.-Diss. Heidelberg 1904.*
21. **Roule, L.**, *Recherches sur les Ascidies simples des côtes de Provence (Phallusiadées), Mars 1884.*
22. **Salensky, W.**, *Beitrag zur Embryonalentwicklung der Pyrosomen. Zool. Jahrb. v. v. Spengel, Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. 4 (1891), p. 424 und Bd. 5 (1892), p. 1.*
23. **Schacht, H.**, *Mikroskopisch-chemische Untersuchungen des Mantels einiger Ascidien. Müllers Arch., 1851, p. 176.*

23a. **Schaffer, J.**, *Ueber den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 97 (1911), p. 46 ff.*

24. **Schmidt, C.**, *Zur vergleichenden Physiologie der wirbellosen Tiere, Braunschweig 1845.*
25. **Schultze, F. E.**, *Ueber die Struktur des Tunicatenmantels und sein Verhalten zum polarisierten Licht. Ztsehr. f. wiss. Zool., Bd. 12 (1863), p. 175.*
26. **Schütze, R.**, *Ueber Tiercellulose. Mitteil. d. pharm. Inst. Erlangen (Hilger), Heft 2 (1889), p. 280.*
27. **Seeliger, O.**, *Einige Beobachtungen über die Bildung des äußeren Mantels der Tunicaten. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 56 (1893), p. 488.*
28. **Semper, C.**, *Ueber die Entstehung der geschichteten Cellulose-Epidermis der Ascidien. Arb. a. d. Zool.-zootom. Inst. in Würzburg, Bd. 2 (1875), p. 1.*
29. **Winterstein, E.**, *Zur Kenntnis des Tunicins. Ber. d. Deutsch. Chem. Ges., Bd. 26 (1893), p. 362.*
30. — *Zur Kenntnis der Tiercellulose oder des Tunicins. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 18 (1893), p. 43,*
31. **Zander, E.**, *Vergleichende und kritische Untersuchungen zum Verständnis der Jodreaktion des Chitins. Pflügers Arch., Bd. 66 (1897), p. 545.*

IX. Das Bindegewebe.

A. Anatomisches.

Alle bisher betrachteten Skelettbildungen und Hüllen (Gehäuse) vielzelliger wirbelloser Tiere leiten ihren Ursprung aus ektodermalen Zellen her und sind als Sekretionsprodukte solcher aufzufassen (die cuticularen Ueberzüge der entodermalen Darmzellen sind dabei nicht mit berücksichtigt). Nun gibt es aber auch Stütz- und Skelettsubstanzen mesodermalen (bzw. entodermalen) Ursprungs und diese spielen bei den Wirbeltieren die Hauptrolle, ohne aber bei den Wirbellosen zu fehlen. Nur ganz ausnahmsweise liefert bei jenen das Ektoderm (die Epidermis) durch eine eigenartige Metamorphose der Zellen (Verhornung) Gebilde, welche man im weiteren Sinne zu den Skelettbildungen rechnen kann und von denen hier zunächst nicht die Rede sein soll. Es ist gebräuchlich geworden, die mesodermalen Skelettsubstanzen als „Bindesubstanzen" zusammenzufassen und sie den Cuticularbildungen als zellenhaltige „Gewebe" schroff gegenüberzustellen. Der zuletzt besprochene Fall des Tunicatenmantels zeigt aber schon, wie wenig berechtigt eine solche scharfe Trennung ist und wir werden in der Folge sehen, daß es neben zellenhaltigen typischen Cuticularbildungen auch zellenlose Bindesubstanzen gibt. Für beide gilt die freilich nicht ausnahmslose Regel, daß im fertig entwickelten Zustand die Bildungszellen gegenüber dem von ihnen gelieferten Produkt mehr oder weniger in den Hintergrund treten, und daß es funktionell ganz ausschließlich auf dieses letztere ankommt. „So stellt sich, wie Fürbringer (38) sagt, das Stützgewebe (Bindesubstanzgewebe) dem Epithel gegenüber, bei welchem die Intercellularsubstanz eine untergeordnete Bedeutung hat, wogegen die Zelle selbst in größter Mannigfaltigkeit der äußeren Gestaltung wie auch der inneren Beschaffenheit auftritt. Diese große Verschiedenheit beider Gewebe geht Hand in Hand mit der Verschiedenartigkeit ihrer Leistungen für den Organismus. Bei dem Epithelgewebe beruht die Funktion in der Zelle und äußert sich an ihr; bei dem Stützgewebe geht die Leistung des Gewebes als Ganzes vornehmlich auf die vom Protoplasma different gewordene Intercellularsubstanz (Zwischensubstanz) über, deren Eigenschaften wir vor allem als Stütze für die anderen, die Organe zusammensetzenden Gewebe wirksam sein lassen." Ein verknüpfendes Band liefern aber alle diejenigen Epithelverbände (vor allem ektodermale), welche Cuticularbildungen produzieren. Ich kann den wesentlichen Unterschied zwischen Cuticular- und Bindesubstanzen nur darin erblicken, daß es sich bei den ersteren um eine nur einseitige (lokalisierte) Abscheidung, meist an der freien Oberfläche der Zellen handelt, während anderenfalls oft die ganze Oberfläche der Zellen an der Bildung der „Intercellularsubstanz" teilnimmt. Dabei muß vor allem auch betont werden, daß sich die Abscheidungen der Bindesubstanzzellen („Intercellularsubstanzen") zwar chemisch von den Cuticularsubstanzen unterscheiden, strukturell aber oft die überraschendste Uebereinstimmung mit diesen erkennen lassen. Es ist daher auch nicht weiter verwunderlich, wenn O. Hertwig seinerzeit

den Tunicatenmantel ohne weiteres als Bindegewebe bezeichnet hat und F. LEYDIG von chitinisiertem Bindegewebe spricht. Wir werden im folgenden noch zahlreiche Beispiele kennen lernen, welche zeigen, wie wenig scharf die Grenzen zwischen Cuticular- und Bindesubstanzen gezogen sind. Viel eher könnte man einen physiologischen Unterschied geltend machen und darauf hinweisen, daß Zelle und Zellprodukt bei den echten Bindesubstanzen weit mehr zu einer lebendigen Einheit verschmolzen sind, als dies im Durchschnitt bei den Cuticularbildungen gilt. In der Tat herrscht ja sehr allgemein die Vorstellung, daß die Intercellularsubstanzen bindegewebiger Teile (Knochen, Knorpel, Bindegewebe) dauernd einen Stoffwechsel haben und daher als lebendig zu bezeichnen sind, während viele Cuticularbildungen wenigstens in ihrem fertigen Zustand unzweifelhaft als tot gelten müssen. In diesem Sinne und, wie mir scheint, nur in diesem, lassen sich demnach die Bindesubstanzen als „Gewebe" den Cuticularbildungen gegenüberstellen. Eine scharfe Grenze ist freilich auch so nicht zu ziehen, denn man muß immer berücksichtigen, daß während eines gewissen Entwicklungsstadiums auch typisch cuticulare Abscheidungen als lebendig gelten müssen und sich dementsprechend verhalten (jugendliche pflanzliche Zellmembranen, Chitinbildungen u. a.).

1. Das Gallertgewebe (embryonales Bindegewebe).

In einfachster Form tritt uns eine bindegewebige Stützsubstanz in dem Gallertgewebe der Cölenteraten und Echinodermen entgegen, wo sich auch die Entwicklung leicht verfolgen läßt. Hier bildet sich in den frühesten Embryonalstadien (bei den Echinodermen z. B. schon auf dem Blastulastadium) zwischen den aus Epithelzellen zusammengesetzten Keimblättern ein Stützgewebe aus, welches aus einer homogenen Gallerte besteht, in der einzelne kugelige oder sternförmige Zellen eingestreut sind, die vermöge amöboïder Bewegung ihren Ort verändern können. In den Hohlraum der Blastula (vgl. oben p. 611, Fig. 122) wird bei Echinodermen von den Epithelzellen eine homogene weiche und stark wasserhaltige Substanz, der Gallertkern, ausgeschieden. In denselben wandern dann aus dem Epithel, und zwar aus dem bestimmten Bezirk, der bei der Gastrulabildung als inneres Keimblatt eingestülpt wird, mehrere Zellen ein, indem sie ihren epithelialen Charakter verlieren und nach Art von Lymphkörperchen Fortsätze ausstrecken. Sie verbreiten sich bald als Wanderzellen überall in der Gallerte. Der ganze Vorgang ist offenbar seinem Wesen nach nicht zu trennen von der Bildung des Cellulosemantels bei den Tunicaten, wo ein nach außen von Zellen des Ektoderms abgeschiedenes Sekret (d. h. die aus Cellulose bestehende Cuticula) nachträglich durch Einwanderung von Zellen in mannigfacher Weise verändert wird. „Auf dem Gastrulastadium und später stellt die zellenhaltige Gallerte zwischen dem äußeren und inneren Keimblatt eine dritte Schicht dar, die sich in histologischer Hinsicht von den epithelialen Grenzblättern unterscheidet (Mesenchym, O. HERTWIG). Einmal gebildet wächst das Mesenchym als selbständiges Gewebe weiter, indem die zuerst eingewanderten Zellen (Mesenchymkeime) sich durch Teilung ununterbrochen vervielfältigen. Bei seinem Wachstum dringt das Mesenchym in alle Lücken ein, welche entstehen, wenn die beiden Grenzblätter, wie bei vielen Cölenteraten, durch Faltenbildung und Ausstülpung die kompliziertesten Formen bedingen; es gibt überall eine Unterlage und Stütze für die aufliegenden Epithelblätter ab." (O. HERTWIG.)

Man sieht, daß mit Rücksicht auf seine Entstehungsweise auch das mesenchymatische Gallertgewebe nichts weiter darstellt, als ein besonders geartetes Sekret von

Epithelzellen, welches als Zwischensubstanz (Intercellularsubstanz) eine ähnliche Bedeutung gewinnt, wie die cuticularen Abscheidungen ekto- und entodermaler Zellen. Auch das Gallertgewebe der Medusen ist ein solches „Sekretgewebe“.

„Zwischen dem inneren den Darm auskleidenden und dem äußeren, die Oberfläche des Körpers überziehenden Epithel wird auch hier eine homogene, stark wasserhaltige Gallerte vom Epithel ausgeschieden. Epithelzellen treten aus ihrem Verbande aus und in die Gallerte ein, wo sie nun verschiedene Gestalt annehmen. Bald werden sie zu spindelförmigen, bald zu stark verästelten Zellen, die mit ihren Ausläufern untereinander zusammenhängen, bald zu Fasern. Mitunter sind solche Zellen amöboïd beweglich. Sie können sogar zu kontraktilen Muskelzellen werden.“ (LANG.) (Fig. 238).

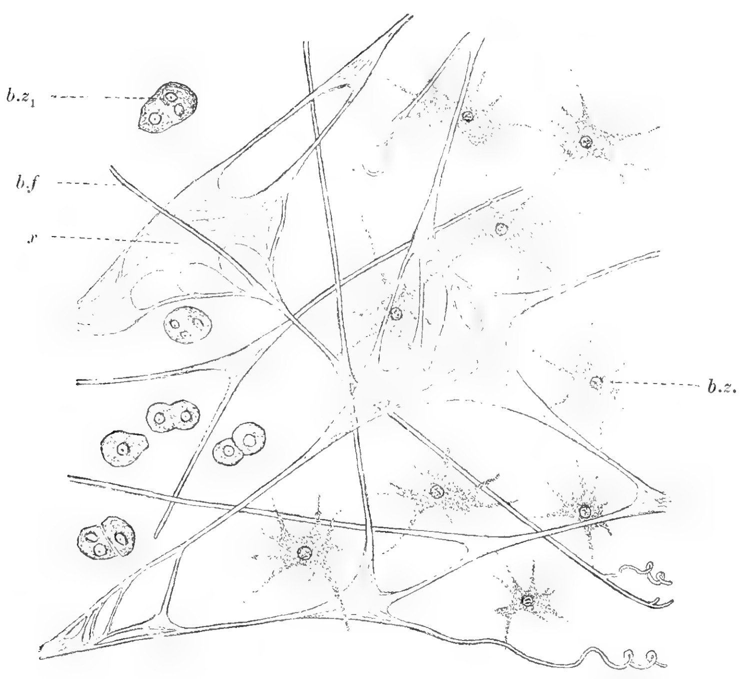


Fig. 238. *Rhizostoma cuvieri,* Schirmgallerte. Aus dem Lehrbuch von CLAUS. *b.z* Bindezellen, $b.z_1$ desgl. kontrahiert, *b.f* Bindefasern, *x* schwimmhautartige Verbindung derselben.

Wie es scheint, bleibt in manchen Fällen die ausgeschiedene Gallerte ganz frei von Zellen. Nach KÖLLIKER (76) enthält die Gallerte in den Schwimmglocken und Deckstücken der meisten Siphonophoren, sowie die Schale der meisten einfachen Medusen (*Pandea*, *Euphysa*, *Steenstrupia*, *Lizzia* u. a.) keinerlei morphotische Elemente, weder Zellen noch Fasern. Fasern ohne Zellen hat schon F. MÜLLER (117) bei einigen niederen Quallen beschrieben (*Liriope*, *Aequorea*, Aeginiden), und KÖLLIKER bestätigte dies bei vielen anderen. Er gibt an, daß die Fasern bei *Tiara octona* und *Eucope* unverästelt von einer Scheibenfläche zur anderen verlaufen, während sie sich bei *Aequorea* nach der Oberfläche hin zierlich verzweigen (l. c. Taf. 10, Fig. 13). Bei *Cyanea capillata* sollen die Fasern im allgemeinen horizontal, den Scheibenoberflächen parallel verlaufen und

hier Netze bilden, welche an den Stellen, wo mehrere Fasern zusammentreffen, zellenähnliche Verbreiterungen zeigen. Vor allem liegen an der konvexen Scheibenfläche unmittelbar unter dem Epithel ungemein dichte Netze feinster Fasern. Dann folgen lockere und immer lockerere Netze stärkerer Fasern mit starken verbreiterten Knotenpunkten (Fig. 239a u. b). Ueber die Entstehung dieser Fasern scheinen keinerlei sichere Beobachtungen vorzuliegen. Auf keinen Fall handelt es sich, wie KÖLLIKER meinte, nur „um Verdichtungen der Grundsubstanz", sondern voraussichtlich um Ausscheidungen aus der ursprünglich homogenen Grundsubstanz, wobei aber zweifelhaft bleibt, wie sich der Vorgang im einzelnen gestaltet. Ein sehr bemerkenswertes Verhalten der „Fasern" beschreibt KÖLLIKER (l. c.) bei *Rhizostoma cuvieri*, wo die Schirmgallerte fast knorpelartige Konsistenz zeigt. Hier treten an der konkaven Fläche der Scheibe, dicht über der Muskellage Fasern der feinsten Art in dichten parallelen Zügen auf, wobei sie in verschiedenen Schichten sich rechtwinkelig kreuzen (Fig. 239c), also auch hier ein Strukturverhältnis, welches dann weiterhin nicht nur bei den faserigen Bindesubstanzen wiederkehrt, sondern auch den Bau so vieler cuticularer Skelettbildungen wirbelloser Tiere beherrscht. Die Stärke jener Fasern geht von 1—2 μ bis zum unmeßbar Feinen. In ihrer natürlichen Lage verlaufen sie gestreckt, abgerissen rollen sie sich dagegen spiralig ein, wie elastische Fasern. Auch in chemischer Hinsicht erinnern sie am meisten an solche, doch sind sie in KOH-Lauge leicht löslich.

Bei allen Medusen gilt übereinstimmend die Regel, daß die Fasern immer in den oberflächlichsten Lagen der Gallertscheibe sowohl an der konvexen wie an der konkaven Seite am reichlichsten entwickelt sind, was darauf hindeutet, „daß diese Elemente, abgesehen davon, daß sie der Gallerte mehr Festigkeit geben, auch noch die Funktion haben, als Antagonisten der Muskelfasern die Expansion der Schale zu unterstützen" (KÖLLIKER). Einen im ganzen ähnlichen Bau zeigt auch die Gallertsubstanz der Ctenophoren; die Zellen haben teils Spindel- teils Sternform und anastomosieren miteinander durch dünne Ausläufer, außerdem enthält die Gallerte hier zahlreiche Muskelfasern.

Auch bei den Spongien gehört die Hauptmasse des Körpers zu den Bindesubstanzen ebensogut wie die der Medusenscheibe. In einer gallertigen hyalinen Grundsubstanz (Zwischensubstanz) eingelagert, finden sich wieder spindelige oder sternförmige reich verästelte Zellen, deren Fortsätze die Gallerte wie ein Netz durchspannen. F. E. SCHULZE vergleicht das ganze Gewebe bei *Halisarca* direkt mit der Scheibengallerte der Medusen. Zu demselben Resultat gelangte auch E. METSCHNIKOFF (112). Bei *Halisarca Dujardinii* ist die Gallerte sehr weich und enthält außer den Zellen auch Fasern. Diese erscheinen gleichmäßig ziemlich stark lichtbrechend und etwas glänzend; sie sind annähernd oder ganz drehrund, von sehr verschiedener Dicke und bilden vielfach sich teilend und mannigfach miteinander anastomosierend großmaschige Netze mit schwimmhautartigen Verbreiterungen an den Knotenpunkten. Im gespannten Zustande gerade, sind sie erschlafft wellig gebogen. Die dickeren Stränge sind aus vielen feinen Fasern (Fibrillen) zusamengesetzt. Will man sie mit bekannten Gewebselementen nahestehender Tiergruppen vergleichen, so würde man sie am besten mit jenen Faserzügen zusammenstellen können, welche in dem Gallertgewebe der Scheibe mancher höheren Medusen vorkommen und zuerst von MAX SCHULTZE (146) genauer studiert und vortrefflich abgebildet worden sind (Fig. 238), aber auch wohl mit den Fibrillenbündeln des lockeren faserigen Bindegewebes der Wirbeltiere. Stets liegen die Fasern in der gallertigen Grundsubstanz, ohne eine nachweisbare direkte Beziehung zu den zelligen Elementen.

Sehr reich an Fasern ist das Bindegewebe der lederartigen Dermalzone (Rinde) bei *Chondrosia*. Sie färben sich sehr intensiv nach der VAN GIESONschen Methode (rot) und sind zu Bündeln gruppiert, deren Verlauf in verschiedenen Tiefen wechselt.

Innen, in unmittelbarer Nähe der Kammerzone, verlaufen die Bündel in der Hauptsache parallel zur Oberfläche, sich rechtwinklig durchkreuzend. In der mittleren Region kommen neben parallel zur Oberfäche ziehenden Bündeln schräg aufsteigende, sich unter stumpfen oder spitzen Winkeln durchkreuzende vor. Nahe der Oberfläche sind die Bündel dünner und die Durchflechtung ist eine innigere, sie sind ferner nach allen Richtungen orientiert. Unmittelbar an der Oberfläche verlaufen sie sämtlich parallel zu derselben und biegen ineinander um. Die Fibrillen sind in den Bündeln deutlich durch eine, wenn auch spärliche helle homogene Zwischensubstanz miteinander verkittet. Die Fibrillen selbst sind dünn, strukturlos und von unbestimmbarer Länge. Zwischen den Fibrillenbündeln liegen die ihrer Form nach der Umgebung angepaßten Zellen mit kurzen Ausläufern (C. Schneider).

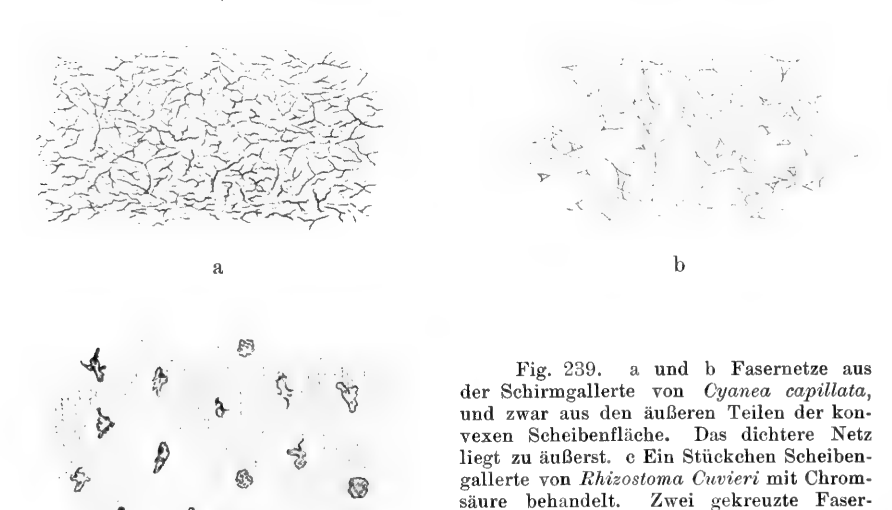


Fig. 239. a und b Fasernetze aus der Schirmgallerte von *Cyanea capillata*, und zwar aus den äußeren Teilen der konvexen Scheibenfläche. Das dichtere Netz liegt zu äußerst. c Ein Stückchen Scheibengallerte von *Rhizostoma Cuvieri* mit Chromsäure behandelt. Zwei gekreuzte Fasersysteme. Die Zellen geschrumpft. (Nach Kölliker.)

Das eben erwähnte Beispiel von *Chondrosia* zeigt im Verein mit dem oben beschriebenen Befund an *Rhizostoma*, daß sich schon auf einer sehr primitiven Stufe der Entwicklung die Fasern einer Bindesubstanz in bestimmter Weise anordnen können, so daß es zu einer funktionellen Struktur ganz ähnlicher Art kommt, wie sie uns in so zahlreichen Fällen bei Skelettbildungen der verschiedensten Art bei Wirbellosen und Wirbeltieren begegnet. Es ist auf diese Tatsache um so größeres Gewicht zu legen, weil hier über die faserige Natur der betreffenden histologischen Elemente nicht der geringste Zweifel bestehen kann.

Wie das „Gallertgewebe“ die phylogenetisch älteste Form der Bindesubstanzen darstellt, und bei den niedersten Tierstämmen vorherrscht, so entwickelt es sich auch bei allen Wirbeltieren zuerst aus den embryonalen Zellen des mittleren Keimblattes (Mesoderm) und bildet dann den Vorläufer und die Grundlage für alle übrigen Formen mesodermaler Stützsubstanzen.

In einer homogenen, weichen, ganz durchsichtigen Grundsubstanz liegen zahlreiche Zellen in kleinen Abständen voneinander, schicken nach allen Richtungen reich verzweigte Plasmafortsätze aus und treten durch dieselben miteinander in netzförmige Verbindung. „Insofern das Mesoderm in seinem überwiegenden Bestande

vom primitiven Entoderm sich ableitet, ist das Bindegewebe gleichfalls genetisch auf dieses zurückzuführen. . . . Die Entwicklung beginnt mit epithelartig nebeneinander liegenden Zellen (Inoblasten, Fibroblasten) von rundlicher, länglicher oder eckiger Form, die eine zunächst homogen erscheinende weiche Intercellularsubstanz (Grundsubstanz) bilden und mit Zunahme derselben mehr und mehr auseinanderweichen (embryonales Bindegewebe, Gallertgewebe), wobei sie meist klein bleiben und gegenüber der gebildeten Intercellularsubstanz an Ausdehnung zurücktreten." (FÜRBRINGER.)

In weitester Verbreitung kommt das Gallertgewebe bei Wirbeltierembryonen vor, findet sich aber bei den tieferstehenden Formen auch noch an vielen Stellen des Körpers älterer Embryonen und sogar ausgewachsener Tiere. Bei *Amphioxus* stützt es die Flossen und andere Körperteile und bildet damit das primitive Skelett derselben. Bei den Larven der Batrachier bildet es den auffallenden Gallertmantel unter der Haut. Die Zellen sind hier in der Regel sehr groß und ihre Ausläufer oft außerordentlich reich verzweigt. So beschreibt LEYDIG (94, 95) aus der Schwanzflosse junger Salamanderlarven Bindesubstanzzellen mit ausnehmend reich verzweigten Fortsätzen, welche die gallertige Zwischensubstanz umschließen. In bedeutender Ausdehnung findet sich Gallertgewebe nach LEYDIG bei vielen Fischen unter der äußeren Haut, ferner in den wirklichen und pseudoelektrischen Organen. An männlichen Tritonen verdickt sich während der Begattungszeit der Schwanz, auch entwickelt sich ein flossenförmiger Rückenkamm. Nach LEYDIG (l. c.) kommt beides durch gallertiges Bindegewebe zustande, welches sich später wieder zurückbildet. Dasselbe habe ich auch bei den Männchen von *Rana temporaria* im Frühling beobachtet. Hier bildet sich um diese Zeit fast überall unter der Haut, namentlich aber am Rumpfe reichlich sulziges Gallertgewebe aus, welches sehr eigentümliche runde Zellen enthält, die, am frisch hergestellten Präparat glatt begrenzt, sich nach kurzer Zeit mit ziemlich langen geknöpften Fortsätzen dicht bedecken. Lange bekannt ist das Gallertgewebe als Grundlage der Nabelschnur der Säugetiere (WHARTONsche Sulze), sowie im Glaskörper des Auges. Sehr früh treten in der homogenen Grundsubstanz der ersteren Differenzierungen ein. Man sieht sehr feine blasse Fäserchen (Fibrillen), die sich zu Bündeln zusammenlegen, die Grundmasse durchziehen. Der Verlauf derselben ist bald geradegestreckt, bald leicht wellig, je nach der Spannung des Gewebes.

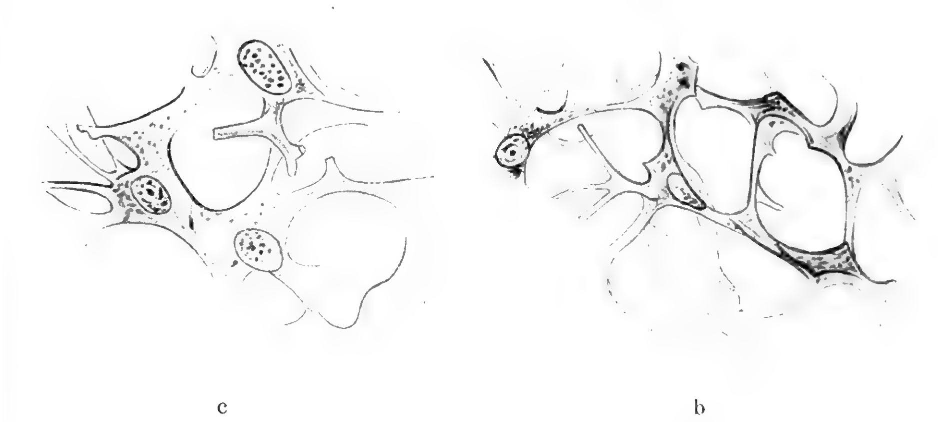
Einer besonderen Besprechung bedarf noch der Glaskörper.

„Dieselbe Eigenschaft, durch welche der Glaskörper dem Lichte so vollkommen durchdringlich ist, hat seinen inneren Bau bis jetzt mit einem für das Auge der Anatomen undurchdringlichen Schleier verhüllt", so schrieb E. BRÜCKE (12) schon im Jahre 1843 und auch heute noch kann man nicht sagen, daß die feinere Struktur in allen Punkten völlig aufgeklärt wäre. Schon vor SCHWANN war man sich freilich darüber klar, daß der Glaskörper nicht nur aus Flüssigkeit besteht, sondern auch feste Bestandteile enthält und SCHWANN selbst vergleicht bereits den Glaskörper mit dem embryonalen Bindegewebe, indem er dieses als „eine gallertige Substanz, etwas konsistenter als der Glaskörper des Auges, im frühesten Zustand aber ebenso durchsichtig" bezeichnet. Selbst über die Konsistenz des flüssigen Anteils gehen die Ansichten sehr auseinander. Während z. B. CIACCIO (14) dieselbe als „gallertig" bezeichnet und auch O. COHNHEIM von einer „sehr dünnen Gallerte" spricht, legt H. VIRCHOW (178—179a) Nachdruck darauf, daß man aus dem Glaskörper erwachsener Säugetiere (z. B. Rind) eine dünne Flüssigkeit gewinnen kann, die nicht im mindesten den Eindruck einer schleimigen macht, wogegen der Humor vitreus bei Fischen eine zähe fadenziehende klebrige Beschaffenheit besitzt. Während beim Anschneiden eines lebenden Fischauges eine zähflüssige Masse aus der Wunde hervorquillt, läßt sich der Glaskörper des Rindes in einem Gazebeutelchen leicht auspressen; es bleibt ein spärlicher fester Rückstand, „dem Aus-

sehen nach nicht mehr als die Spur, die eine über den Weg gekrochene Schnecke zurückläßt" (H. VIRCHOW). Gleichwohl ist dieser Rest sehr wohl imstande, bei Belastung einen sehr beträchtlichen mechanischen Widerstand zu leisten. „Die Grenze der Tragfähigkeit ist für den durch Pressung aus einem Ochsenglaskörper gewonnenen Rückstand durch zwei Pinzetten und eine Schere bezeichnet." (H. VIRCHOW.) Nach H. VIRCHOW ist der Glaskörper der Vögel nach den üblichen Behandlungen (Chromsäure, MÜLLERsche Flüssigkeit) nicht dicht, wohl aber fest. Besonders groß sind die Verschiedenheiten der Konsistenz in der Klasse der Fische. „Es gibt Fischarten, deren Glaskörper sich am konservierten Material durch Dichtigkeit auszeichnet und andere, bei denen die Festigkeit auffällt. Beides braucht aber nicht parallel zu gehen." „Bei einigen Fischen ist nur eine ganz spärliche Menge fester Substanz nachweisbar" (H. VIRCHOW), so z. B. bei *Silurus glanis*. In bezug auf die histologische Beschaffenheit der festen Teile des Glaskörpers handelt es sich hauptsächlich um die Frage, ob dieselben als zarte Membranen oder als Fasern aufzufassen sind. Im Gegensatz zu älteren Autoren, welche im Glaskörper ein von Häutchen gebildetes Fachwerk annahmen (BRÜCKE, HANNOVER), hat namentlich HANS VIRCHOW, gestützt auf Untersuchungen am Menschen, Schimpanse, Orang, Kaninchen, Maus, Alligator, Frosch, behauptet, daß stets nur Fasern und keine Membranen vorkommen. „Die Faser, das morphologische Element des Glaskörpergewebes, ist drehrund und glatt und mit anderen Fasern nicht in Form von Fibrillenbündeln, sondern gerüstartig verbunden. An den Knotenpunkten von drei und mehr Fadenstücken findet man Stellen, wo seine Maschen nicht imstande wären, ein rotes Blutkörperchen aufzunehmen." (H. VIRCHOW.) Von besonderer Bedeutung ist die große Arbeit von G. RETZIUS (135) über den Bau des Glaskörpers. Auch er hält die Faser für das Element des Glaskörpers. Membranen gibt es außer der Hyaloidea nicht. Er findet die Fasern in den inneren Teilen des Glaskörpers in den verschiedensten Richtungen gekreuzt und hier und da zu Knotenpunkten zusammenlaufend. Wirkliche Verbindungen derselben im Sinne von H. VIRCHOW hält er für ausgeschlossen. An dichteren Stellen findet man die Fasern zu „Faserlamellen" geordnet unter der Glaskörperhaut auch in konzentrischen Lamellen. SALZMANN vergleicht die Anordnung der Glaskörperfasern mit den Fäden in einem Bausch Watte, um anzudeuten, daß jene ein Geflecht und nicht ein Gerüst (Netz) bilden.

2. Das reticuläre Bindegewebe.

Es handelt sich hier um eine sowohl in morphologischer wie auch in chemischer Hinsicht sehr eigenartige Bindesubstanz, welche eigentlich nur aus verzweigten und miteinander anastomosierenden Zellen besteht und sich daher am besten an das Gallertgewebe anschließt. Vielfach erscheinen die Zwischenräume des schwammigen Gerüstwerkes (Reticulum) dicht erfüllt mit Leukocyten (Lymphkörperchen). Die Reticulumzellen sind im vollentwickelten Zustand meist schlanke Sternzellen mit ziemlich langen Ausläufern, deren Zellkörper und Kerne in den Knotenpunkten der Netzgerüste liegen und in der Regel durch sehr wenig Zellsubstanz sich kennzeichnen (Fig. 240). Während der plasmatische Charakter im jugendlichen Zustande gewöhnlich noch sehr deutlich hervortritt, wird er im Verlaufe der weiteren Entwicklung mehr und mehr verwischt und es kann so schließlich zur Entstehung eines Netzes kernloser Balken kommen, die ein mehr starres Aussehen besitzen und oft beträchtlich verbreitert erscheinen. Wenn irgendwo, so kann man hier von einer direkten Umwandlung des Plasmas in die Substanz der fertigen Reticulumbalken sprechen. Von den chemischen Eigenschaften derselben wird später noch die Rede sein.



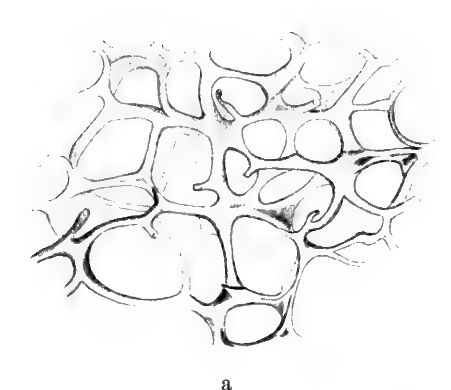


Fig. 240. Retikuliertes Bindegewebe aus der Milz eines Selachiers (*Acanthias*). Drei verschiedene Entwicklungsstadien: a Von einem 15 cm langen Embryo, die anastomosierenden Zellen mit ihren großen Kernen noch sehr deutlich. b von einem 24 cm langen Embryo, die Kerne in Atrophie begriffen, die Fortsätze dünner und starrer. c Von einem erwachsenen Exemplar, die Zellfortsätze sind in ein Netz von starren, homogenen Balken verwandelt. (Nach LAGUESSE.)

3. Das fibrilläre Bindegewebe.

Schon aus dem bisher Mitgeteilten ergibt sich, daß eine scharfe Grenze zwischen Gallertgewebe und typischem fibrillären Bindegewebe gar nicht zu ziehen ist, wenigstens nicht vom rein morphologischen Standpunkte aus. Denn Fasern in mannigfacher Anordnung und von verschiedenem Kaliber kommen selbst bei den primitivsten Formen des Gallertgewebes sowohl bei Wirbellosen, wie bei Wirbeltieren vor; allerdings scheint ersterenfalls die chemische Beschaffenheit der Fasern eine wesentlich verschiedene zu sein.

In der Reihe der Wirbeltiere ist jedenfalls das durch „leimgebende (kollagene)“ Fasern gekennzeichnete fibrilläre Bindegewebe die bei weitem verbreitetste Form, während es bei Wirbellosen zwar nicht fehlt, aber vielfach durch andere Formen, namentlich die sogenannte zellige Bindesubstanz, ersetzt wird. Als „Bindegewebe“ hat zuerst JOH. MÜLLER in den 30er Jahren des vorigen Jahrhunderts die „tela cellulosa“ der älteren Anatomen bezeichnet. Später hat man die Bezeichnung immer mehr auf ein Fasergewebe von ganz bestimmtem histologischen und chemischen Charakter beschränkt, in dessen Zusammensetzung einerseits Zellen, ferner unverzweigte feine meist zu Bündeln vereinigte Fasern (Fibrillen) eingehen, denen oft noch andere häufig verzweigte Fasern von anderer chemischer Beschaffenheit beigemischt sind (elastische Fasern). Was zunächst die Bindegewebszellen angeht, so gebührt VIRCHOW (175) und DONDERS das Verdienst, auf die Persistenz von Zellen im reifen Bindegewebe aufmerksam gemacht zu haben. Nach VIRCHOWS Auffassung sollte der größte Teil der zur Gruppe der Bindesubstanzen gehörigen Gewebe aus Intercellularsubstanz bestehen. Diese letztere sei nur bei den einzelnen Gliedern der

Reihe ihrer chemischen Natur nach verschieden und enthält mannigfach geformte, aber in ihren verschiedenen Formen in allen Bindesubstanzen wiederkehrende (identische) Zellen eingebettet. Was nun speziell das fibrilläre Bindegewebe betrifft, so ist es mit unseren heutigen Mitteln leicht, das Vorhandensein von zelligen Elementen in demselben, und zwar entweder zwischen den Fasern eingebettet oder den Fibrillenbündeln anliegend nachzuweisen. Nach Form und Anordnung sind die Zellen freilich in den einzelnen Fällen sehr verschieden.

Namentlich durch KÜHNE (83) ist ein Objekt bekannt geworden, welches sozusagen als Uebergangsform zwischen Gallertgewebe und echtem „geformten" (fibrillären) Bindegewebe gelten kann und zugleich sehr geeignet ist, die wesentlichen Struktureigentümlichkeiten der Bindesubstanz zu zeigen. Es ist dies das Bindegewebe, welches in Form glasheller Membranen zwischen den Muskeln des Ober- und Unterschenkels von Fröschen vorhanden ist. Auch bei warmblütigen Tieren kann man von der Oberfläche der Muskeln dünne Plättchen eines lockeren ungeformten Bindegewebes gewinnen, welches zwar schon eine größere Menge von Fibrillen enthält als beim Frosch, aber für die Beobachtung der dort vorkommenden Zellen noch sehr geeignet ist. Diese erscheinen oft außerordentlich zart „wie ein feinkörniges Wölkchen" von dem durchsichtigen, nur von spärlichen Fibrillen durchzogenen Grunde sich absetzend und vielfach mit anastomosierenden Fortsätzen versehen. KÜHNE beobachtete an denselben langsame Formänderungen. Andere, meist langgestreckte Zellen erscheinen aus einer mit größeren, stark lichtbrechenden Körnchen durchsetzten Substanz gebildet. Außer den Zellen finden sich in der reichlich entwickelten homogenen Grundsubstanz zahlreiche Fibrillenbündel von sehr verschiedener Mächtigkeit und im entspannten Zustande meist wellig gekrümmt (lockig), welche sich unter verschiedenen Winkeln kreuzen und so einen lockeren Filz bilden. Endlich finden sich als dritter Formbestandteil des Bindegewebes elastische Fasern, welche als stark lichtbrechende anastomosierende Fäden Netze bilden. Gespannt verlaufen sie gerade, erschlafft in starken Schlängelungen, oft spiralig. Je größer nun die Menge der Fibrillen ist, um so fester wird das Gewebe, und seine Elastizität und Widerstandsfähigkeit wächst noch mit der Menge der elastischen Substanz. Es entstehen auf diese Weise jene Formen des fibrillären Bindegewebes, welche nun erst als Stützsubstanz oder schützende Hüllen im Organismus eine Rolle spielen. Es überwiegen dann im entwickelten Gewebe die Fibrillen so sehr über die sie erzeugenden Zellen, daß sie die ersten Zergliederer solcher Gewebe fast ausschließlich beschäftigten.

Funktionelle Strukturen.

Indem wir dazu übergehen, die Anordnung der Fibrillen als des funktionell allein bedeutungsvollen Zellproduktes zu betrachten, wird unser Blick sofort auf eine Fülle der merkwürdigsten funktionellen Anpassungen gelenkt, welche den Vergleich mit den in früheren Abschnitten geschilderten funktionellen Strukturen der Cuticularsubstanzen nicht nur nahelegen, sondern direkt herausfordern. Ist doch die Uebereinstimmung mit diesen eine so große und auffallende, daß es verwunderlich erscheint, wie selten, und ich möchte sagen nur schüchtern bisher darauf hingewiesen wurde.

Wo wir auch immer geformte bindegewebige Teile untersuchen, stets drängt sich die Tatsache auf, daß die Fibrillen und Fibrillenbündel so angeordnet sind, wie es die mechanische Beanspruchung im gegebenen Falle erfordert. So finden wir in den Sehnen und Bändern, wo es vor allem auf Zugfestigkeit in bestimmter Richtung ankommt, einen parallelen Verlauf der Bündel, oder es vereinigen sich dieselben unter sehr spitzen Winkeln.

Macht man Durchschnitte durch Sehnen, so erkennt man leicht, daß auf denselben sich größere und kleinere Unterabteilungen unterscheiden lassen: die Querschnitte von Bündeln. Die feinsten derartigen, welche keine Abteilungen mehr aufweisen, sind die primären Sehnenbündel. Sie entsprechen Fibrillenbündeln mit durchaus parallel verlaufenden Fibrillen, welche bei der gewöhnlichen Spannung gestreckt, entspannt leicht wellenförmig dahinziehen. Die Fibrillen dieser Bündel werden durch eine interfibrilläre Kittsubstanz zusammengehalten. Zwischen den Bündeln selbst, welche wiederum im großen und ganzen einander parallel verlaufen, befindet sich die interfasciculäre Kittsubstanz, in welcher die Sehnenzellen eingebettet liegen.

Handelt es sich um bindegewebige Häute und Membranen, welche dehnenden Kräften Widerstand leisten sollen und bei denen es auf besondere Festigkeit ankommt, so finden wir meist, wie bei den Fascien, zwei sich mehr oder weniger genau unter rechtem Winkel kreuzende Fibrillensysteme, wobei die einer Richtung angehörenden Bündel immer in einer Schicht zusammenliegen. Eine ähnliche fibrilläre Struktur zeigt auch die Cornea. Oder die verschieden starken Fibrillenbündel bilden, indem sie sich unter verschiedenen Winkeln durchkreuzen, teilen und wieder vereinigen, ein mehr oder weniger dickes Lager, durch welches drei aufeinander senkrechte Schnitte so gelegt werden können, daß der eine alle Bündel vorherrschend in ihrer Längsrichtung trifft, während die beiden anderen längs- und quergetroffene Bündel enthalten. Diese Art der Anordnung findet sich namentlich in der Lederhaut (Cutis) und den meisten aus Bindegewebe gebildeten Häuten.

„Die Cutis der Selachier besteht, wie diejenige aller niederen Wirbeltiere von den Petromyzonten an, aus übereinander liegenden Bindegewebslamellen (Fig. 241, 1—3). Jede dieser Lamellen setzt sich aus einer einschichtigen Lage parallel geordneter Faserbündel zusammen. Die Fibrillenbündel je zweier übereinander liegender Lamellen haben einen verschiedenen Faserverlauf, die einen der Längsachse des Tieres parallel, die anderen senkrecht zu derselben, so daß sie, von der Fläche gesehen, einander unter rechtem Winkel kreuzen. Man mag daher der Quer- oder der Sagittalebene des Tieres parallel schneiden, stets erhält man Lagen querdurchschnittener Bündel, welche mit den der Länge nach getroffenen in vollkommen regelmäßiger Weise abwechseln. Die größte Dicke besitzen die tieferen Lamellen, während die nach der Epidermis zu gelegenen an Dicke allmählich abnehmen. In den Bau der Lederhaut gehen endlich noch in einer dritten Richtung isoliert verlaufende Bindegewebsbündel ein. Dieselben durchsetzen die eben beschriebenen, sich kreuzenden Bindegewebslamellen, indem sie senkrecht vom subkutanen Gewebe bis zur Epidermis aufsteigen.“ . . . „Zwischen den in horizontaler Richtung sich kreuzenden Bindegewebslamellen finden sich Zellen, welche man an Alkoholpräparaten ohne Anwendung von Reagentien leicht übersieht. Da sie den Bindegewebsbündeln langgestreckt anliegen, so ist in zwei übereinander liegenden Lamellen ihre Verlaufsrichtung natürlich auch eine unter rechtem Winkel sich kreuzende, entsprechend der Richtung der Bündel, welchen sie folgen. Von diesem Verhältnis kann man sich sowohl auf Horizontalschnitten durch die Cutis, als auch dadurch überzeugen, daß man von einem Stückchen Haut dünne Lamellen zur mikroskopischen Beobachtung abzieht. Nach Quellung in verdünnter Essigsäure treten die Zellen deutlicher hervor und man erkennt alsdann, daß die Zellen einer Schicht untereinander mit denen benachbarter Lamellen durch Ausläufer, welche sich um die Bindegewebsbündel herumlegen, in Verbindung stehen.“ (O. Hertwig.) Sieht man von den zwischengelagerten Zellen ab, so ist die Aehnlichkeit mit dem Aufbau gewisser typischer Cuticular-

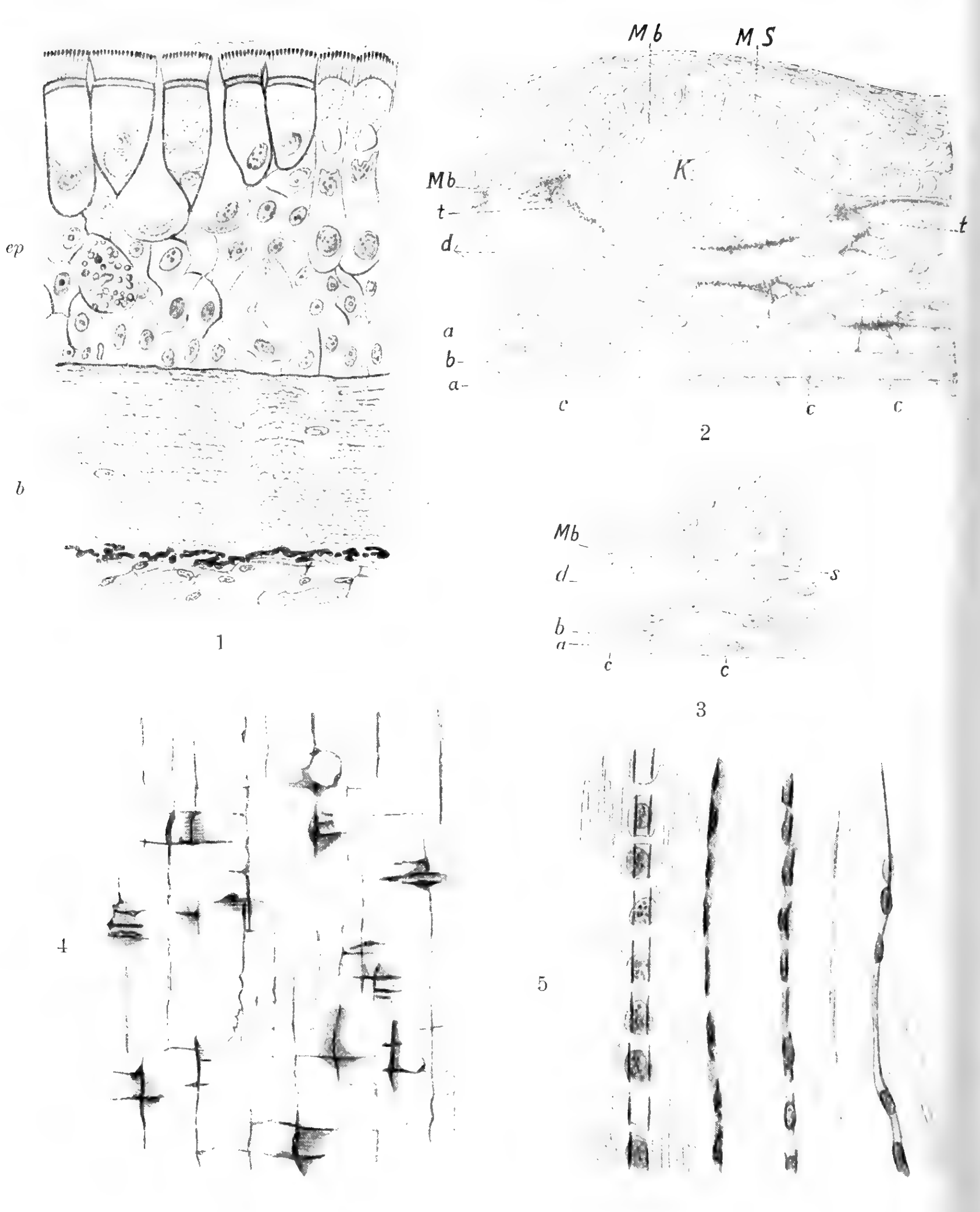


Fig. 241. 1 *Petromyzon Planeri*. Querschnitt durch die Haut einer Larve von 10 cm Länge. *b* geschichtetes Bindegewebe der Cutis, die Faserung in benachbarten Lagen verläuft gekreuzt, *ep* die Epidermis. 2 *Acanthias vulgaris*. Querschnitt durch die Haut eines 10 cm langen Embryo mit einer Schuppenanlage *K*, *d* nicht geschichtetes Bindegewebe der Cutis, *a* querdurchschnittene Bindegewebsbündel, *b* zum Schnitt parallel verlaufende Bündel, *c* senkrecht aufsteigende Bündel, *t* Pigmentzellen. 3 *Acanthias*. Schnitt durch die Haut eines 8 cm langen Embryo, Bezeichnung wie in 2. 4 Ein Stück der Schenkelaponeurose vom Frosch. Man erkennt den gekreuzten Verlauf der Bindegewebsbündel und zwischengelagerte platte Zellen. 5 Bindegewebe aus einer Sehne des Mäuseschwanzes. Man sieht zwischen den Fibrillen Reihen von plattenförmigen Bindegewebszellen, teils von der Seite, teils in Flächenansicht. (1, 4 und 5 nach Prénant, Traité d' Histologie, 2 und 3 nach O. Hertwig.)

bildungen, namentlich aber des Chitinpanzers mancher Käfer (Lamellicornier), eine geradezu überraschende, und man kann es begreiflich finden, wenn LEYDIG seinerzeit von „chitinisiertem Bindegewebe“ gesprochen hat. Wir werden später sehen, daß sich diese Uebereinstimmung nicht nur auf Strukturverhältnisse bezieht, sondern nicht minder auch in dem physikalischen Verhalten der Strukturelemente (Fibrillen) hervortritt.

Bei Amphibienlarven läßt sich schon in einem ziemlich frühen Stadium an Flächenpräparaten des Coriums die kreuzstreifige oder wie sich O. SCHULTZE sehr zutreffend ausdrückt, die „strohmattenartige“ Zeichnung deutlich erkennen, welche die erste Andeutung der späteren Anordnung der Bindegewebsbündel darstellt und das Gleiche ist bei etwas älteren Larven an Körperstellen der Fall, wo das Corium noch ziemlich dünn ist. Die Untersuchung auf Querschnitten zeigt, daß zwar die fibrilläre Schichtung schon vorhanden ist, aber ohne daß das Corium schon Zellen oder auch nur horizontal sich ausbreitende Ausläufer von solchen enthielte (SCHUBERG).

Wesentlich verschieden gestaltet sich die Anordnung der Bindegewebsfasern in der Cutis höherer Wirbeltiere. Wie die Untersuchungen von BURKARD (13) gelehrt haben, bilden die Fasern der Cutis menschlicher Embryonen unmittelbar nach ihrer Differenzierung ein wirres ungeordnetes Netz. Allmählich nehmen sie bestimmte Richtungen an und vom 3. Monat an (Embryonen von ca. 8 cm Länge) lassen sich diese mit Hülfe einer von LANGER (89) angegebenen Methode leicht nachweisen, die es gestattet, sich von den in der Haut herrschenden Spannungsverhältnissen eine Vorstellung zu bilden. Durchsticht man die Haut mit einem spitzen, konisch zugeschliffenen Instrument an zahlreichen dicht gelagerten Stellen, so entstehen Spalten, die, wenn man sie verlängert, Linien ergeben, die in ganz bestimmter Anordnung den Körper und die Glieder umziehen (vergl. die Originalabhandlung). Beim Erwachsenen ist nun die Richtung der Spalten keineswegs identisch mit der der Fasern, sondern die Faserbündel überkreuzen sich und bilden im allgemeinen rhombische Maschen. In diese dringt das eingestochene Instrument ein, erweitert sie und spaltet die Haut in der Richtung der längeren Diagonale der Rhomben. Es weist dies, wie TRIEPEL (171) bemerkt, schon darauf hin, daß im Corium keine trajektorielle Struktur vorliegt. Wohl aber ist dies beim Embryo der Fall. Hier stimmt die Richtung der Hautspalten mit der Faserrichtung überein. „Ebenso gerichtet sind auch die in der Haut auftretenden maximalen Spannungen, sodaß die Fasern bei ihrer Umlagerung eine trajektorielle Anordnung erfahren. Daß Faser- und Spannungsrichtung zusammenfallen hat BURKARD allerdings nur für die mittleren und unteren Teile des Rumpfes dartun können. Hier werden infolge der starken Volumzunahme der Leber maximale Spannungen in der Haut erzeugt, die gürtelförmig den Rumpf umkreisen uud den gleichen Verlauf nehmen die Faserbündel“. Die spätere Aenderung der Beziehungen zwischen Spaltrichtung und Faserrichtung wird hauptsächlich durch die Entwicklung der Haare herbeigeführt, deren zapfenförmige Anlagen sich zwischen die Fasern drängen (TRIEPEL).

In allen bisher betrachteten Fällen ist ohne weiteres ersichtlich, daß durch die Anordnung der Zellen auch zugleich Form und Anordnung der Fibrillen mitbedingt wird, wie sich in besonders charakteristischer Weise an Sehnen und Fascien zeigen läßt. Dadurch, daß die Zellen zwischen den Fibrillenbündeln eingekeilt liegen und diese teilweise einscheiden, ändert sich ihre Form dann oft in die der sogenannten Flügelzellen um (Fig. 241, 4, 5). Die ursprünglich rein plasmatische Zelle hat sich jetzt in ihren Seitenteilen mehr in hellere Platten umgewandelt. Je nach der Zahl der angrenzenden Bündel

sind verschieden viele Eindrücke resp. Platten entstanden; diejenigen, auf deren Kante man aufblickt, erscheinen als scharfe ausgeprägte Linien, die über die Zelle hinziehen. Die Zellen liegen in den Sehnen in Reihen untereinander und wie überall wo die Grundsubstanz die nötige Festigkeit besitzt, in Hohlräumen derselben (Saftlücken) eingeschlossen, deren Form der der Zellen entspricht, wie sich besonders durch Silberimprägnation zeigen läßt.

Eine außerordentlich interessante Bildung aus echtem fibrillären Bindegewebe stellt die Chordascheide niederer Fische dar, und zwar ebensosehr hinsichtlich der äußerst komplizierten Anordnung der Fibrillen, wie namentlich deshalb, weil es sich hier um ein gänzlich zellenfreies Produkt der Chordaepithelzellen handelt, welches in demselben Sinn als ein geformtes Sekret aufgefaßt werden kann, wie etwa der Chitinpanzer eines Arthropoden. Selbstverständlich ist nun zwischen zellenloser Bindesubstanz und zellenführendem Bindegewebe ein prinzipieller Unterschied nicht zu machen. Beide unterscheiden sich nur dadurch voneinander, daß im ersteren Falle das fibrillär differenzierte Zellprodukt ganz wie bei echten Cuticularbildungen nur einseitig abgeschieden wird, während beim Bindegewebe die kollagenen Fibrillen als Intercellularsubstanz bezw. als allseitige Hülle der einzelnen Zelle erscheinen. Dies kann aber hier ebensowenig berechtigen einen prinzipiellen Unterschied zu machen, wie etwa der Umstand, daß bei den Pflanzen die Cuticulae jeder einzelnen Oberhautzelle meist deutlich und scharf voneinander gesondert sind, während dies beim Arthropodenpanzer nur ausnahmsweise der Fall zu sein pflegt, eine Gleichstellung beider Bildungen verhindern kann.

Die Chordascheide der Cyclostomen und des Acipenser besteht histologisch aus zwei wesentlich verschiedenen Hüllen: der dicken zellenlosen Faserscheide (Fig. 242, 1, 4) und der äußeren elastischen Haut, welche die Chordascheide gegen das skelettbildende Gewebe abschließt. Zum Studium des Fibrillenverlaufes in der Faserscheide eignen sich am besten ganze Stücke derselben nach Abschaben der Elastica von der Fläche gesehen. Bei jedem solchen Versuch ein Stück Chordascheide zu isolieren, fällt die außerordentlich starke Verlängerung unter gleichzeitiger Verkürzung in der Querrichtung auf. Läßt man die Tiere wochenlang in Wasser mazerieren, so wird die Elastica völlig zerstört, das fibröse Gewebe der Faserscheide aber kaum angegriffen. Es läßt sich dann die ganze Chorda mitsamt der Faserscheide aus dem Tier herausziehen, wobei sie etwa 4mal so lang als dieses wird. Alles dies weist darauf hin, daß die Chordascheiden gegenüber den umgebenden Geweben in einer starken positiven Spannung in der Längsrichtung sich befinden, dagegen in einer negativen Spannung in quertangentialer Richtung. Was nun die Anordnung der Faserbündel in der Faserscheide betrifft, so will ich mich hier nur auf die genauere Besprechung des einfachsten Falles bei Myxine beschränken. Wie schon Retzius gezeigt hat, lassen sich an der Faserscheide in diesem Falle drei Schichten unterscheiden (äußere, mittlere und innere). „An senkrechten Durchschnitten sind die drei Schichten scharf gesondert (Fig. 242, 3) mit Ausnahme einer dorsalen und einer ventralen Linie, welche der medianen Sagittalebene (Symmetrieebene) des Tieres entsprechen und mit Ausnahme von zwei seitlichen. symmetrisch in einer Frontalebene des Tieres gelegenen Linien. Die Unterscheidbarkeit der drei Schichten beruht auf einem gekreuzten Verlauf der Fasern; ihre Nichtunterscheidbarkeit an Durchschnitten in den genannten vier Linien darauf,

daß in denselben die Fasern sämtlicher Schichten in einer reinen Transversalebene verlaufen. . . . Um den Faserverlauf zu ermitteln, eignen sich Durchschnitte nur wenig; man kann im allgemeinen erkennen, daß an Querschnitten die Faserbündel konzentrisch um die Chorda verlaufen, während man an radiären Längsschnitten (Fig. 242, 5) durch Spalten getrennte Durchschnitte von Bündeln wahrnimmt. Betrachtet man ein Stück der aufgeschnittenen Faserhaut nach Entfernung der Elastica von der Fläche, so bemerkt man vier helle, der Chordaachse parallel verlaufende Streifen (Nahtlinien v. Ebners), von denen zwei in der Medianebene des Tieres (dorsal und ventral) verlaufen, die beiden anderen aber in der Mitte zwischen diesen, rechts und links. Bei 300—400maliger Vergrößerung erkennt man nun, daß in der innersten Schicht alle Faserbündel zwei komplette in sich zurücklaufende Wellenbiegungen zeigen, deren Täler — bei vertikal mit dem Kopf nach oben gedachtem Tier — in die Mediannähte, deren Berge aber in die Seitennähte fallen (Fig. 242, 2). Bei etwas tieferer Einstellung erkennt man dann die zweite mittlere Schicht und überzeugt sich, daß dieselbe aus Faserbündeln besteht, welche entgegengesetzte Wellenlinie wie jene der inneren Schicht beschreiben, nämlich derart, daß die Wellentäler in die Seitennähte, die Wellenberge aber in die Hauptnähte fallen. Der Faserverlauf in der äußeren Schicht endlich entspricht wieder ganz jenem der innersten Lage (Fig. 242, 3). Der Kreuzungswinkel der Fasern in den aufeinanderfolgenden Schichten beträgt nach Messungen v. Ebners (21) an einem Alkoholpräparat, welches bei der Isolierung keine merkliche Verlängerung aufwies, etwa 45—60° bezw. der damit supplementäre Biegungswinkel der Bündel an den Nähten 120 bis 135°.

Wir haben es also hier mit einem Objekt zu tun, welches ganz klar beweist, daß wie in einer echten Cuticularbildung eine höchst komplizierte funktionelle Struktur sich innerhalb einer dicken Bindegewebshaut entwickeln kann, ohne daß für deren Ausbildung eingeschlossene Zellen maßgebend sind, eine Tatsache, die, wie ich glaube, in entwicklungsmechanischer Hinsicht die größte Beachtung verdient. Das Gleiche gilt übrigens nach Schuberg (145a) auch für das Corium (vergl. oben p. 937).

Daß die Anordnung der Fasern im fibrillären Bindegewebe zu dessen Beanspruchung in Beziehung steht, ist seit lange bekannt und wir verdanken namentlich W. Roux auf diesem Gebiete glänzende Arbeiten (140a).

„Ueberall, bemerkt His schon 1865, wo das Bindegewebe einer dauernden oder einer oft wiederholten Zugwirkung ausgesetzt ist, da bildet sich ein fibröses Band resp. eine Sehne, deren Faserrichtung mit der Zugrichtung zusammenfällt, wo eine Bindegewebsschicht anhaltenden oder oft wiederholten gleichgerichteten Druck erfährt, da bildet sich eine fibröse, mehr oder minder dicke Platte von geschichtetem Bau mit einer in der Regel gekreuzten Faserung, deren Fasern in Ebenen verlaufen, welche senkrecht zur Druckrichtung stehen . . . . Wo endlich das Bindegewebe Zerrungen mäßigen Grades erfährt, die bald in der einen, bald in der anderen Richtung erfolgen, da treten lockere Bindegewebslagen auf mit gekreuzter Faserrichtung und mit reichlich eingestreuter Schleimsubstanz oder Fett". Auch v. Bardeleben (5) sprach die Vermutung aus, daß in den Fascien, den Häuten, welche die Muskeln einhüllen, die Fasern, wie in den Knochen die Bälkchen, die Richtungen stärksten Zuges einnehmen. Roux faßt als spezifische Fascienfasern (Fasern-Binde) nur diejenigen Bindegewebs-

fasern auf, welche ganz oder annähernd „quer“ zu den Muskelfasern stehen und daher geeignet sind, diese zusammenzuhalten, „zusammenzubinden“, während die in der Richtung der Muskeln verlaufenden Bindegewebsfasern in der Tat Sehnenfasern darstellen. Die Richtung der letzteren ist einfach mechanisch durch den Muskelzug bedingt, dagegen werden durch die Verdickung des Muskels bei der Kontraktion in dem den Muskel umgebenden Bindegewebe Fasern in

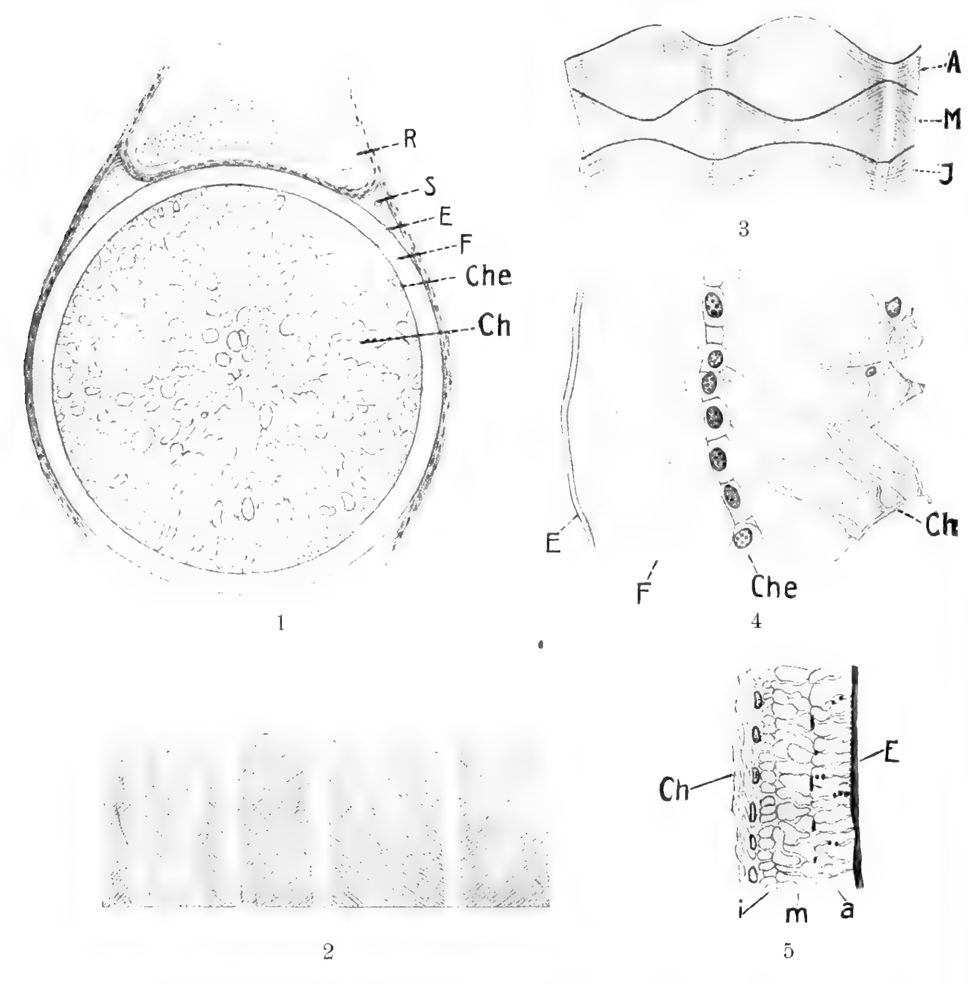


Fig. 242. 1 Querschnitt durch die Schwanzregion der Chorda dorsalis eines 19 cm langen *Ammocoetes*. *R* Rückenmark, *S* skelettbildendes Gewebe, *E* Elastica externa, *F* Faserscheide, *Che* Chordaepithel, *Ch* Chordagallerte. 2 Isoliertes Stück der Faserscheide von einem 30 cm langen Exemplar von *Myxine*. Ansicht von innen. (Vergr. $7^1/_2$.) 3 Stück der Faserscheide von derselben *Myxine* durch Mazeration in Wasser isoliert, von innen gesehen. Um die Verlaufsrichtung der Faserung in den aufeinander folgenden Schichten deutlich zu machen, wurde jede Schicht für sich dargestellt. *A* äußere, *M* mittlere, *I* innere Schicht der Faserscheide. (Vergr. $7^1/_2$.) 4 Frontalschnitt durch die Kopfchorda eines 4,3 cm langen *Ammocoetes*. (Bezeichnung wie in 1.) 5 Frontalschnitt durch die Chordascheiden in der Kiemenregion von *Myxine*. *a, i, m* äußere, innere und mittlere Faserscheide, *Ch* Chorda mit den Kernen des Chordaepithels. *E* Elastica externa. (Nach V. v. Ebner.)

unendlich vielen Richtungen gespannt, von denen aber bloß die am stärksten gespannten, rechtwinklig zu den Sehnenfasern stehenden Fasern stärker ausgebildet sind. Darin spricht sich, wie ROUX bemerkt, eben eine Ausbildung der widerstehenden Teile fast bloß in den Richtungen stärkster Beanspruchung und somit eine Zerfällung der Einwirkungen auf rechtwinklige Komponenten, wie bei den Knochen, aus.

Sehr charakteristisch gestaltet sich nach ROUX auch die Struktur des *Perimysium internum.* Beim Auseinanderziehen grober Muskelfaserbündel bemerkt man leicht zwei sich kreuzende Fasersysteme, indem von jeder Muskelfaser Bindegewebsfasern ausgehen und parallel der Faser verlaufend zu den Muskelfasern der Umgebung sich begeben, um sich an sie resp. ihre Sehnenfasern anzusetzen. „Sie bewirken, daß jede einzelne früher oder stärker als die Fasern der Umgebung sich kontrahierende Muskelfaser Zug auf diese anderen Muskelfasern ausübt und dadurch wohl die Kontraktion derselben reguliert und gleichmäßig macht. Bei passiver Bewegung der Glieder bewirken sie die gleichmäßige Verteilung der passiven Dehnung des Muskels auf seine einzelnen Fasern . . . Sie verhindern somit, daß die Muskelfasern sich der Länge nach gegeneinander verschieben, verhindern also die Abscherung" (ROUX). Ein außerordentlich interessantes, vielleicht sogar überhaupt das interessanteste Beispiel funktioneller Struktur hat uns ROUX in der Schwanzflosse des Delphins kennen gelehrt, wo es sich um die Herstellung „einer beispiellosen Struktur" handelt, die an Kompliziertheit und Eigenartigkeit auch selbst die Knochenspongiosa weit übertrifft. Ich muß mich im folgenden naturgemäß nur auf einige kurze Andeutungen der äußerst verwickelten Verhältnisse beschränken und halte mich dabei im wesentlichen an ROUXS bewundernswerte Arbeit (l. c. p. 458).

Die Schwanzflosse des Delphins (Fig. 243) bildet eine horizontal ausgebreitete dreieckige Verbreiterung des hinteren Körperendes, die in der Mitte von dem beweglichen Ende der Wirbelsäule gestützt, der Hauptsache nach aus Bindegewebe besteht. Der axiale Flossenstiel kann sich sowohl dorsalwärts wie ventralwärts rechtwinklig umbiegen. Die als „Flossenflügel" bezeichneten Seitenteile der Flosse bestehen aus drei dichten Lagen faserigen Bindegewebes, einer dicken mittleren und zwei äußeren, die die Mittelschicht ventral und dorsal als einfaches Fasersystem überziehen. Die äußere Faserschicht besteht aus radiär angeordneten Fasern, welche von der Achse herkommend, sich parallel der Oberfläche nach außen, vorn und hinten ausbreiten. Die vorderen Radien sind, wie Fig. 243 A zeigt, nach vorn konkav, die hinteren nach hinten konkav gekrümmt; nur zwischen ihnen an der Grenze des vorderen und zweiten Viertels der Flosse findet sich ein fast gerader Radius. Viel schwieriger ist die äußerst verwickelte Struktur der dicken Mittelschicht aufzuklären, welche die Hauptmasse des Organes ausmacht. Legt man durch dieselbe mit scharfem Messer einen parallel der Oberfläche des Flossenflügels liegenden Flächenschnitt an, so zeigt sich auf der matten Schnittfläche eine stark gebogene lineäre Streifung, welche, wie die Figur ohne weiteres erkennen läßt, die Radiärfaserung der Oberflächenschicht durchweg rechtwinklig schneidet. Die feinen Linien dieser Streifung entwickeln sich vom hinteren Teil der Wirbelsäule zumeist etwas divergierend und in Bogen verlaufend nach außen und vorn, und endigen stets annähernd, aber nie vollkommen rechtwinklig gegen den vorderen Rand gerichtet. Biegt man eine Flossenhälfte nach außen um, so öffnen sich längs dieser Linien senkrecht zur Oberfläche ein-

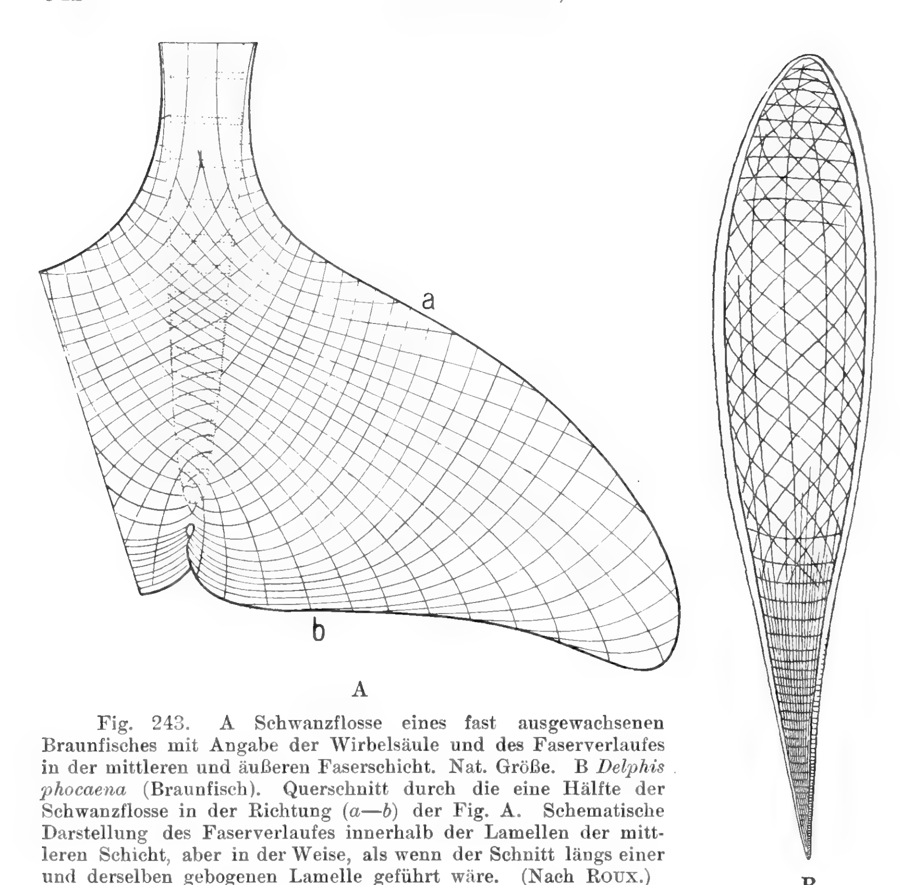


Fig. 243. A Schwanzflosse eines fast ausgewachsenen Braunfisches mit Angabe der Wirbelsäule und des Faserverlaufes in der mittleren und äußeren Faserschicht. Nat. Größe. B *Delphis phocaena* (Braunfisch). Querschnitt durch die eine Hälfte der Schwanzflosse in der Richtung (*a*—*b*) der Fig. A. Schematische Darstellung des Faserverlaufes innerhalb der Lamellen der mittleren Schicht, aber in der Weise, als wenn der Schnitt längs einer und derselben gebogenen Lamelle geführt wäre. (Nach Roux.)

dringende Spalten, die aber immer nur kurz sind und durch quere und schräge Faserzüge durchsetzt werden. Es entsprechen daher jene Linien den Grenzen von Faserlamellen, welche senkrecht zur Oberfläche gerichtet und entsprechend unseren Linien über ihre Fläche gebogen sind. Der Bau bezw. die Richtung der Faserung innerhalb jeder dieser Lamellen ergibt sich am deutlichsten bei Untersuchung eines Querschnittes, welchen man längs der Biegung der Liniierung des Flächenschnittes rechtwinklig zur Oberfläche des Flossenflügels legt (Fig. 243B).

Man erkennt dann, daß die Schnittfläche fast ausschließlich aus vollkommen in ihr verlaufenden groben Bindegewebsbündeln gebildet wird. Das mittlere Drittel der Längenausdehnung der Schnittfläche nehmen zwei rechtwinklig sich kreuzende Faserzüge ein, welche wenigstens im mittleren Teile ihres Verlaufes gegen den Grenzkontur des Schnittes im halben rechten Winkel geneigt stehen. Gegen die äußere Schicht hin biegen sich die Fasern allmählich zu spitzerer Winkelstellung und schließlich zu einem dem Grenzkontur der Schicht fast parallelen Verlaufe um. Ganz abweichend gestaltet sich die Faseranordnung im hintersten Drittel eines solchen Schnittes. Auch hier finden sich zwei rechtwinklig zueinander stehende Faserzüge, und zwar verläuft der eine Zug der Länge nach in der gebogenen Lamelle, parallel der Oberfläche des Organes resp. im Schnitte den Seitenkanten desselben parallel (System der gebogenen Fasern). Vereinzelt erstrecken sich solche gebogene Fasern durch die ganze Schnittfläche. Der

andere Faserzug ist bloß im hinteren Drittel entwickelt und steht rechtwinklig zu ersterem System (s. Fig. 243 B). Alle die erwähnten Faserbündel der Lamellen erscheinen in der Fläche derselben viel breiter als senkrecht dazu, eine Abplattung, welche auf eine Kompression der Lamellen hinweist.

Die Lamellen sind demnach im wesentlichen aus zweierlei Fasern zusammengesetzt, einmal den kurzen Fasern, welche quer oder schräg die Lamellen von einer äußeren Schicht zur anderen durchziehen, sodann aus gebogenen Fasern, welche die ganze Lamelle an die hinteren Wirbel befestigen.

Für das Verständnis der Delphinflosse ist nun auch die Verbindungsweise der Fasern derselben Lamelle und benachbarter Lamellen untereinander von Wichtigkeit. Es wurde schon erwähnt, daß bei Biegung einer der Fläche nach halbierten Flosse über die Außenseite zwischen den Lamellen Spalten klaffen, doch gehen dieselben nicht glatt durch, sondern werden vielfach von quer und schräg verlaufenden feinen Fasern durchzogen, was eine direkte Verbindung der Lamellen untereinander beweist. Jene Spalten sind auch nicht so lang wie die Lamellen und erreichen kaum $^1/_6$ und $^1/_{10}$ des Verlaufes derselben von den hinteren Wirbeln der Flossenachse bis zum Vorderrand. Dies weist darauf hin, „daß die einzelnen Lamellen nicht kontinuierlich durch die ganze bezeichnete Strecke sich fortsetzen, sondern daß Verschmelzungen und Teilungen der Lamellen zur Regel gehören“. Ueber die Art dieser Verbindung belehrt der folgende Versuch von Roux. Er schneidet in der Richtung der Radiärfasern der äußeren Schicht aus der mittleren lamellären Schicht ein prismatisches längliches Stück heraus. Ein solches läßt sich nun leicht auf das Dreifache seiner Länge ausdehnen, bevor eine Hemmung eintritt. Daraus geht hervor, daß in dieser Richtung in der mittleren Schicht keine straffen Verbindungen bestehen, so daß in dieser Richtung die Festigkeit der Flosse lediglich durch die beiden äußeren Radiärfaserlagen bedingt wird. Dabei wurde dieses so gedehnte Stück zu einem unregelmäßig begrenzten biegsamen Strang mit verwirrten Fasern. Beim Zusammenschieben nahm dasselbe aber seine frühere regelmäßige Gestalt vollkommen wieder an. Drückte Roux das Stück in der Richtung der Radien zusammen, so wurde es ganz fest und jede vorher leicht mögliche Verschiebung der Lamellen (Abscherung) wurde vollkommen unmöglich. „Dieses Verhalten bekundet über den Bau der mittleren Schicht dreierlei: einmal, daß die Dehnung nicht durch Zerreißung, sondern durch Erschlaffung verbindender Fasern zustande kommt, zweitens, daß alle Faserbündel durch sekundäre Fasern so vielseitig mit ihrer Nachbarschaft verknüpft sind, daß auch durch eine so großartige äußere und innere Deformation nur Verbiegungen, aber nicht die geringste Unordnung der Fasern entstehen kann, drittens endlich beweist die Verbindung so leichter Dehnbarkeit in radiärer Richtung mit so großer Widerstandsfähigkeit gegen Kompression und Abscherung, daß die Verbindung der typisch geordneten Strukturfasern durch sekundäre Fasern fast ausschließlich in den Richtungen der Strukturfasern selber erfolgen muß. Dieser Schluß ergibt sich auf folgende, an Kartenblättern leicht demonstrierbare Weise:

Wenn man an zwei aufeinander liegenden Kartenblättern die Verschiebbarkeit derselben dadurch hemmt, daß man sie mehrfach quer durchsticht und so zusammennäht, so wird dadurch auch zugleich die

Abhebbarkeit der Blätter voneinander vollkommen aufgehoben. Wenn diese letztere erhalten bleiben und groß sein soll, so muß man die Fäden derart durchziehen, daß jeder Faden am einen Rande des einen Kartenblattes eingestochen, dann zwischen den Blättern bis zum entgegengesetzten Rande beider Blätter fortgeführt und dort durch das andere Blatt ausgestochen und verknotet wird. Wenn dasselbe dann mit einem zweiten Faden in umgekehrter Weise an beiden Karten ausgeführt wird, so sind die Blätter in der Richtung dieses „Abscherungs-Faserpaares“ unverschieblich, während man sie unter Beanspruchung großer Flächenbiegsamkeit mit Leichtigkeit voneinander abheben kann. Es erhellt daraus zugleich, warum in unserem ausgezogenen Prisma die Lamellen undeutlich werden und schließlich scheinbar verschwinden mußten, da sie ganz verbogen, zum Teil auch wohl in ihrer Faseranordnung selbst alteriert werden; andererseits war es ganz natürlich, daß sie bei Zusammenschiebung wieder ihre normale Gestalt erhielten und im Zustande der Kompression jede Flächenverschiebung der Lamellen gegeneinander unmöglich war, während dieselbe im Zustande der Erschlaffung, wo die Lamellen nicht gespannt, also biegsam sind, sehr leicht ausführbar sein muß. Also bloß für Abscherung, welche während der Kompression stattfindet, ist eine derartige Konstruktion und in specie, wie das Experiment zeigt, das Material der mittleren Schicht widerstandsfähig.“ (Roux.) Roux ist es auch gelungen, diese Abscherungsfasern direkt zu sehen. „An geeigneten dünnen Schnitten, die auf einem Objektträger auseinander gezogen und dann wieder zusammengedrückt werden, gelang es, sie deutlich zu beobachten. Es sind Fasern von im Maximum $^1/_{10}$ mm, meist aber geringerer Länge und 2 μ Dicke, welche beim Auseinanderziehen zweier benachbarter Lamellen feine spitzwinklige, aus zwei Faserrichtungen gebildete Maschennetze bilden.“

Fassen wir mit Roux diese Strukturverhältnisse der Flosse noch einmal kurz zusammen, so setzen sich die gesamten drei Schichten der Flosse (jederseits eine äußere dünne und dazwischen eine mittlere starke) aus zweierlei rechtwinklig sich kreuzenden Fasersystemen typisch gekrümmten Verlaufes zusammen. Die beiden äußeren Schichten bestehen jede aus einem einzigen Fasersystem, welches radiär von vorn und innen nach hinten und außen sich verbreitet. Die mittlere Schicht besteht aus dicht aneinander gelagerten Lamellen, welche, die Flosse der Dicke nach fast quer durchsetzend, einen derartig über ihre Fläche gebogenen Verlauf haben, daß sie die über ihnen sich ausbreitenden Radiärfasern der äußeren Schicht rechtwinklig kreuzen. Die Lamellen ihrerseits bestehen wesentlich aus zwei sich wieder rechtwinklig kreuzenden Fasersystemen, während die Umgrenzung der Lamellen durch ein dem Rande derselben paralleles Fasersystem stattfindet. Abgesehen von diesen Lamellen beteiligen sich an der mittleren Schicht noch Fasern, welche von den hinteren Wirbeln entspringen und in der Richtung der Lamellen selbst verlaufend, die Flosse nach vorn und außen durchziehen. Hinten beteiligen sich dieselben an dem Aufbau der Lamellen. Diese sind ihrerseits durch ein System von Abscherungsfaserpaaren der Fläche nach unverschiebbar untereinander verbunden, doch fehlt ihnen jede festere Verbindung in der Richtung der Radiärfasern der äußeren Schichten, während

diese in der Richtung der Lamellen keine feste Verbindung zeigen (zit. nach REINKE, 132).

Auf diese außerordentlich komplizierten Strukturverhältnisse wird nun Licht geworfen, wenn man sie im Zusammenhang mit der Funktion betrachtet, und wir müssen daher zunächst darüber klar werden, in welcher Weise die Schwanzflosse des Delphins, dieses besten Schwimmers des Meeres, überhaupt verwendet wird. Soll mit Hilfe derselben eine reine Vorwärtsbewegung zustande kommen, so muß der Flossenstoß in das Wasser möglichst rein in der Richtung der Achse des Tieres nach hinten erfolgen und dies ist der Fall, wenn die stoßende Fläche in rechtwinkliger Abknickung von der Körperachse in deren Richtung nach hinten bewegt wird (Stoßbewegung). Dies könnte entweder so geschehen, daß sich die Knickungsstelle allmählich nach hinten verschiebt (Fig. 244 a) oder so, daß die als Ganzes an der Wurzel umgeknickte Flosse sich um eine quer durch die Wirbelsäule am Beginn der Flosse gelegte feste Achse dreht (Fig. 244 b). „Ist die ganze, selber starre Flosse rechtwinklig abgelenkt und wird der Mittellinie durch Umdrehung um die Knickungslinie wieder zugeführt, so wird das Wasser dabei zuerst gerade nach hinten, dann mehr und mehr schief und schließlich bei Erreichung der Mittellage rein quer zur Längsrichtung des Tieres geworfen. Dementsprechend wirkt also

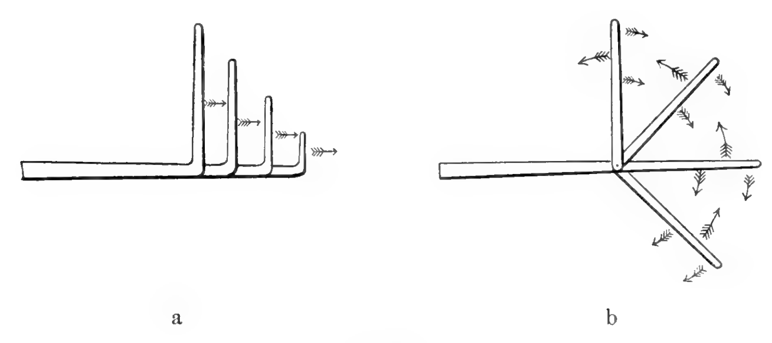


Fig. 244.

der lokomotorische Rückstoß zunächst rein propulsiv, dann schief, also zugleich drehend und zuletzt rein um eine Querachse drehend.“ (ROUX.) Wird eine solche „Schlagbewegung“ über die Mittellinie hinaus fortgesetzt, so erfolgt natürlich die resultierende Bewegung in entgegengesetzter Richtung (nach rückwärts). Die metamerische Gliederung der Flossenachse ermöglicht es natürlich, daß jedes Metamer um eine besondere vor ihm gelegene Achse gedreht wird, daß also die Drehungsachsen sukzessive von vorne nach hinten verschoben werden. So gelangt man zu einer Kombination von „Stoßbewegung“ und „Schlagbewegung“ („Wellenbewegung“ ROUXs), welche in der Tat denjenigen Bewegungstypus darstellt, der im vorliegenden Falle am häufigsten vorkommt. ROUX hat ausführlich erörtert, wie sich schon die ganze äußere Gestalt der Delphinflosse diesem besonderen Bewegungsmodus auf das genaueste angepaßt zeigt. Dies

gilt ebensowohl in bezug auf die Abnahme der Dicke in der Richtung von vorn nach hinten und von innen nach außen, wie hinsichtlich der Vergrößerung der stoßenden Fläche nach hinten hin. Durch die horizontale Stellung der Flosse wird erreicht, „daß der drehende Nebeneffekt der lokomotorischen Bewegung das Tier bei jedem zweiten Schlage der Oberfläche zuführen muß, so daß dasselbe (als Lungenatmer) von selber immer Gelegenheit zur Atmung erhält“ (Roux). Für eine fein modellierte Bewegung zur Anpassung an die Eigenbewegungen des Wassers (Wellenübersturz) ist es ferner sehr wichtig, daß die Flossenflügel den Bewegungen der Wirbel nicht einfach folgen, sondern einer besonderen Eigenbewegung fähig sind. Durch kräftige, an der Wirbelsäule entspringende Muskeln, deren Sehnen in die äußere Radiärschicht der Flossenflügel ausstrahlen, können deren Seitenteile selbständig gestreckt werden und zwar während die Biegungsachse stark nach der senkrechten Richtung abgebogen ist. „Erst in dem Momente, wenn durch diese Streckung die Seitenteile ihre größte Festigkeit erlangt haben und auch mit dem Achsenskelett am festesten verbunden sind, erfolgt die Streckung der Achse und die Flosse wird, so kräftig als überhaupt mit dem vorhandenen Material möglich ist, zur zweiten Art der Bewegung, zur ‚axialen Wellenbewegung‘ verwandt.“ (Roux.)

Im wesentlichen kommt es, wie man sieht, bei der Funktion der Delphinflosse neben der Biegung und Streckung der Wirbelachse auf Aenderungen der Form und Konsistenz der Flossenflügel an. Da nun diese letzteren fast nur aus faserigem Bindegewebe bestehen, welchem nach der einen Richtung hin bloß Zugfestigkeit, nach den dazu senkrechten Richtungen bloß Druckfestigkeit zukommt, während die Biegungsfestigkeit fast vollkommen fehlt, so erhebt sich naturgemäß die Frage, wie mit solchem beschränkt widerstandsfähigen Materiale ein Organ von allseitiger Widerstandsfähigkeit geschaffen werden konnte in einer Weise, daß es fest genug ist, um den größten Wassertieren die Erzeugung der größten Geschwindigkeit zu ermöglichen und dabei zugleich noch diese hohe Festigkeit mit Perioden hochgradiger Erschlaffung abwechseln zu lassen (Roux). Offenbar müssen die die Lokomotion bewirkenden Muskeln auch zugleich imstande sein, die in jeder Bewegungsphase nötige Widerstandsfähigkeit (Festigkeit) der Flosse herbeizuführen. „Wie können ferner die Muskeln, da sie bloß Zugkräfte produzieren, in jedem Momente außer der Zugfestigkeit auch noch die Druck- und Abscherungsfestigkeit erhöhen? Welche konstruktiven Vorbedingungen müssen weiterhin erfüllt sein, um überhaupt einen solchen Wechsel von Biegsamkeit und Festigkeit als möglich erscheinen zu lassen, so daß das Organ nicht wie ein Filz immer gleich widerstandsfähig ist?“ Wenn wir sehen, daß allen diesen Bedingungen und noch dazu mit einem so beschränkt widerstandsfähigen Material wirklich genügt ist, wenn wir außerdem noch die größte Sparsamkeit an Material in der Konstruktion und an Kraft im Betriebe finden, so darf man mit Roux gewiß von einem „Wunder konstruktiver Technik“ sprechen, welches in der Delphinflosse realisiert erscheint.

Wir haben den feineren Aufbau bereits kennen gelernt und es ist nur nötig, ihn auch verstehen zu lernen. Ich halte mich dabei im

wesentlichen an die Darstellung, welche REINKE (l. c.) nach ROUX gegeben hat.

Man denke sich eine mäßig dicke parallelepipedische Platte aus homogenem Material (Gummi) wagrecht quer zu ihrer Längsrichtung am einen Ende fixiert und auf ihrer oberen Fläche durch eine überall gleich hohe Wasserschicht belastet, so wird eine Biegung erfolgen in der Art, daß eine längs der Mitte der Oberfläche gezogene Linie dabei in der rechtwinklig zur Oberfläche durch sie gelegten Ebene verbleibt. Dies ist die „Biegungsebene". In dieser und in allen ihr parallelen Linien erfolgt die stärkste Biegung, deshalb bezeichnet ROUX dieselben als Biegungslinien κατ᾽ ἐξοχήν oder Kraftlinien. Diejenigen Linien, welche selber nicht gebogen werden, sondern über welche gleichsam gebogen wird, nennt er Niveaulinien, sie stehen senkrecht zu der Biegungslinie und verlaufen ebenfalls parallel mit der Oberfläche. Als Niveaufläche bezeichnet ROUX jede durch eine Niveaulinie senkrecht zur Oberfläche gedachte Ebene. Durch die Biegung wird sowohl die Zug- wie die Druck- und Scherfestigkeit in Anspruch genommen. Auf der konvexen Seite werden natürlich die Biegungslinien auf Zug, auf der konkaven Seite dagegen auf Druck in Anspruch genommen und zwar so, daß der Grad der Beanspruchung von der Oberfläche bis zur Mitte abnimmt, so daß in dieser mittleren Ebene, der neutralen Fläche, weder Zug noch Druck erfolgt. Die Lage dieser neutralen Fläche rückt bei stärkerer Biegung mehr nach der konvexen Seite hin, weil die Platte auf der gedehnten Seite zugleich verdünnt, auf der komprimierten verdickt wird. Dabei bleibt aber die Dicke der Gummiplatte als Ganzes unverändert. Soll nun eine solche Platte aus Fasern bestehen, welche nur in einer Richtung zugfest und in darauf senkrechter Richtung druckfest (aber geringer) sind, so müssen auf der konvexen Seite Fasern angebracht sein, welche der Richtung des Zuges entsprechen, also in den Biegungslinien verlaufen, da nur so die Richtungen größter Zugfestigkeit des Materials und des größten Zuges zusammenfallen. Da aber die Fasern nur in querer Richtung druckfest sind, so müssen sie auf der konkaven Druckseite so angeordnet sein, daß sie das Gebilde quer durchsetzen, also in den Niveauflächen verlaufen. Da diese Niveauflächen überhaupt nicht mitgebogen werden, so brauchen die Fasern nicht parallel den Niveaulinien zu verlaufen, sondern können an und für sich innerhalb der Niveauflächen auch andere beliebige Richtungen haben. In diesem letzteren, allgemeineren Ansprüchen genügenden Konstruktionstypus zerfällt das ganze Druckpolster sofort in lauter den Niveauflächen entsprechende Lamellen, indem hier die Fasern nicht wie die Scheite in einem Klafter Holz liegen, sondern teilweise auch schräg gelegt sind. Diese Lamellenbildung ist also der allgemeine weniger beschränkte Konstruktionstypus. Wegen der geringeren Druckfestigkeit der Fibrillen gegenüber der Zugfestigkeit muß außerdem das Druckpolster im Verhältnis dicker sein als die Zugfaserschicht. Soll das Modell abwechselnd nach beiden Seiten gebogen werden, so muß das Druckpolster auf der bisherigen Druckseite noch eine oberflächliche Zugfaserschicht erhalten.

Wenn durch die beschriebene Struktur auch eine ausreichende Zug- und Druckfestigkeit unseres Flossenmodelles gewährleistet wird, so muß es doch auch fähig sein, Biegungswiderstand zu leisten, wobei es vor allem auf Festigkeit gegen die vertikale Abscherung

der rechtwinklig zur Zugschicht gelagerten Lamellen ankommt. Wie aus Fig. 245 unmittelbar ersichtlich wird, müssen sich die Lamellen schon bei der geringsten Biegungsbeanspruchung vertikal aneinander verschieben. Zur Verhinderung dieser vertikalen Abscherung sind die Lamellen durch jene schon beschriebenen „Abscherungsfasern" miteinander verbunden. Zwei rechtwinklig sich kreuzende Abscherungsfaserpaare genügen zum Widerstand nach allen Richtungen innerhalb der Niveauflächen. So ist mit diesem Fasermaterial auch eine vollständig biegungsfeste Konstruktion erreicht, wobei dem Material entsprechend eine fast vollkommene Umsetzung der Biegungskräfte in Zug und Druck stattfindet. Soll nun das ganze Gebilde zeitweise einer Biegung keinen Widerstand entgegensetzen, so ist dies leicht zu erreichen durch Entspannung des äußeren Zugfasersystems. Denn da zur Widerstandsfähigkeit gegen Biegung alle drei Fasersysteme (für Zug-, Druck- und Scherfestigkeit) unbedingt zusammenwirken müssen, so genügt die Entspannung eines einzigen Systems, um das Gebilde schlaff zu machen. Am leichtesten wird dieser Wechsel zwischen hoher Anspannung und Entspannung durch die Wirkung der Muskeln auf das Zugfasersystem zu erreichen sein, wenn diese nach einer Seite hin veränderlich befestigt sind.



Fig. 245.

So läßt sich, wie Roux zeigte, aus einem bloß zug- und druckfesten Fasermaterial ein Gebilde konstruieren, „welches auf die zweckmäßigste Weise sowohl Biegungswiderstand bei bestimmt gerichteter Biegungsbeanspruchung zu leisten, als auch der Biegung möglichst leicht nachzugeben vermag. . . . Dabei werden die Fasern immer bloß in den Richtungen und Arten ihrer größten Widerstandsfähigkeit beansprucht" (Roux). Das Allgemeine dieser Konstruktion beruht nach Roux darin, „daß zunächst eine vollkommene Trennung von Zug- und Druckfaserlagen eintreten mußte, da die entsprechenden Fähigkeiten dem Material nur in voneinander verschiedenen, in specie senkrecht zueinander stehenden Richtungen zukommen und daher das Material für diese beiden Funktionen senkrecht zueinander geordnet sein muß. Die Zugfasern müssen in den Richtungen der Biegungslinien liegen und bei den alternierenden Beanspruchungsrichtungen müssen sie zwei, die mittlere Druckschicht einschließende Lager bilden. Die Fasern der letzteren Schicht formieren rechtwinklig zu den Oberflächen und zu den Biegungslinien stehende, also den Niveauflächen folgende Lamellen aus zwei wiederum rechtwinklig zueinander stehenden Fasersystemen; diese Lamellen werden durch Abscherungsfaserpaare miteinander verbunden." (Roux.)

Das Zustandekommen der so überaus wunderbaren feineren Struktur der Delphinflosse erklärt Roux durch die Annahme, „daß die lebenden, also assimilierenden und verbrauchenden Teile aller Gewebe durch den funktionellen Reiz des Gewebes, bzw. durch die Vollziehung des Aktes der Funktion, zugleich trophisch, d. h. die Anbildung bewirkend und die Funktionsfähigkeit und Widerstandsfähigkeit erhöhend, beeinflußt werden, bei Mangel des funktionellen Reizes,

bzw. der Funktion aber in allen diesen Eigenschaften herabgesetzt werden."

„Wenn wir nun die Richtungen stärksten Zuges und Druckes kennen gelernt und den Widerstand der Fasern gegen Zug in der Richtung der Fasern und gegen dazu rechtwinkligen Druck als die spezifische Funktion der Bindegewebsfaser erkannt haben, so wird bei trophischer Wirkung des funktionellen Reizes in den Richtungen, in welchen diese Kräfte am stärksten wirken, Begünstigung der Entwicklung, Aktivitätshypertrophie eintreten; und in dem Maße, als die in diesen Richtungen entwickelten Teile der Funktion mehr und mehr allein genügen, werden die abweichend davon gelegenen Fasern, durch Unterliegen in dieser Art eines Wettkampfes der Teile um die Funktion, ihrer funktionellen Beanspruchung beraubt und, da ohne letztere keine Regeneration oder dauernde Erhaltungsfähigkeit möglich ist, durch Inaktivitätsatrophie allmählich schwinden, aussterben; auf diese Weise müssen schließlich die in den Richtungen stärkster Beanspruchung gelegenen, also stärkstfungierenden Fasern allein übrig bleiben." (Roux, I. l. c. p. 547.)

Im speziellen hätte man sich für das fibrilläre Bindegewebe vorzustellen, „daß die Zellen (Fibroblasten) durch Zug in der Richtung des Zuges gedehnt werden und sowohl während, wie nach Abschluß der Periode ihrer selbständigen Wachstumsfähigkeit nach dieser Richtung hin wachsen; daß dabei zugfeste Fasern entstehen, welche entsprechend der Stärke und Dauer des Zuges Verlängerung, Verdickung, vielleicht auch Vermehrung erfahren. Diese Wirkungen werden bei Kombination von Zug und rechtwinklig dazu stehendem Druck durch letzteren noch verstärkt werden können, da sich dieser alsdann sekundär in entsprechenden Zug umsetzt, so daß auch derartiger Druck zur Aktivitätshypertrophie Veranlassung geben kann." . . . „Denken wir uns ein aus Bindegewebe bestehendes oder solches reichlicher enthaltendes Organ schon zu einer Zeit in konstanter Richtung beansprucht, wo die Zellen noch nicht formal differenziert sind, so wird das Wachstum der Bildungszellen von vornherein in die Richtung der Funktion gelenkt und es entsteht eine wunderbar zweckmäßige Identität der Wachstums- und Spannungstrajektorien, welche dem Organ die seiner Beanspruchung entsprechende Struktur verleiht." (Roux.)

Kükenthal (82) hat gefunden, daß sich die typische Flossenstruktur schon auf dem Stadium erster lanzettförmiger Anlage bei sehr jungen Embryonen erkennen läßt, also ehe noch die Schwanzflosse ihre äußere Form erreicht hat. Stellt man sich auf den Standpunkt, daß es keine Vererbung erworbener Eigenschaften gibt, dann ist das Zustandekommen solcher zweckmäßiger Strukturen nach dem Prinzip der funktionellen Anpassung schwer verständlich, es sei denn, daß man mit Roux (Ges. Abhandl., Bd. 1, p. 555) alsdann das Hauptgewicht für die Ausbildung jener Struktur auf „embryonale Uebung" legt. „Zu dieser Zeit, wo noch keine falsch gerichteten Fasern da sind und die Bildungsfähigkeit sehr groß ist, können schon die geringsten Biegungsreize durch Anregung gleich die Bildung der Fasern in den richtigen Richtungen veranlassen." „Sollte jedoch", fährt Roux weiter fort, „diese Struktur bei den jetzigen Tieren ohne Beteiligung der funktionellen Anpassung entstehen, dann müßte die Identität der Bildungsrichtungen der Bindegewebsfasern mit den

Spannungstrajektorien durch Keimplasmavariationen gezüchtet worden sein und die funktionelle Anpassung hätte nur als Mittel gedient, die alsdann vielleicht sehr lange dauernde Uebergangsperiode während der Periode der noch nicht selbständigen Bildung zu ermöglichen." (Roux.) An anderer Stelle unterscheidet Roux eine embryonale Periode, in der die Teile sich durch vererbte Potenzen entfalten und auch schon etwas funktionelle Struktur ausbilden, ohne das die funktionelle Reizung dazu nötig ist und zweitens eine Periode des funktionellen Reizlebens, in der die feinere funktionelle Struktur durch die Funktionierung bewirkt wird und deshalb der funktionelle Reiz auch zur bloßen Erhaltung des Gebildeten nötig ist.

Im Gegensatze zu Roux versuchte Thürler (163) die bindegewebigen Strukturen rein mechanistisch durch direkte Einwirkung des Zuges und der Spannung zu deuten und stellte sich vor, daß Zugkräfte, die von verschiedenen Richtungen her einwirken, die einzelnen Fasergruppen allmählich untereinander parallel anordnen, wie etwa unter ähnlichen Verhältnissen die Fäden in einem Klumpen Watte sich ordnen.

Es ist das unbestreitbare große Verdienst Rouxs, eine physiologische Erklärung der oft außerordentlich komplizierten Strukturen zellenhaltiger Bindesubstanzen durch das Prinzip der funktionellen Anpassung angebahnt zu haben. Allein man stößt sofort auf große Schwierigkeiten, wenn man nach gleichen Richtlinien die nicht minder verwickelten Strukturen cuticularer Bildungen zu deuten versucht. Ich erinnere hier an die so augenfällige Uebereinstimmung der Struktur des Cutisgewebes bei niederen Wirbeltieren (Selachier) einerseits, des Tunicatenmantels oder des Chitinpanzers gewisser Arthropoden auf der anderen Seite. In beiden Fällen begegnen wir einer regelmäßigen Abwechslung von lamellären Fasersystemen (aus ganz verschiedenem Material), in welchen sich die Faserrichtung unter einem nahezu rechten Winkel kreuzt. Ist es schon schwer, sich diese Tatsache beim zellenhaltigen fibrillären Bindegewebe der Cutis unter Voraussetzung einer verschiedenartigen Beanspruchung auf Zug und Druck klar zu machen, so begegnet das Verständnis doch noch ungleich größeren Schwierigkeiten, wenn es sich, wie z. B. auch bei der Chordascheide, um zellenloses Bindegewebe handelt. Für die Delphinflosse hat Roux die folgende Betrachtung angestellt: „Denken wir uns die Flosse zunächst schon aus einem der Dicke nach der Beanspruchung annähernd entsprechenden Polster gebildet, welches aus filzartig verwirrten Strukturelementen hergestellt ist und die Flosse rein auf „Biegung" beansprucht. Dabei wird die konvexe Seite gedehnt, die konkave komprimiert, beides mit nach außen zunehmender Intensität und immer in den konstanten, aus den Dickenverhältnissen und der Gestalt des Umrisses der Flosse sich ergebenden Richtungen. Längs dieser Richtungen der Kraft- und Biegungslinien müssen also die vorhandenen Fasern vermehrt werden und zwar besonders an der Oberfläche des Organes; die abweichend gerichteten Fasern werden in dem Maße, als ihnen dadurch die funktionelle Beanspruchung entzogen wird, abnehmen, schwinden, so daß schließlich keine anders gerichteten und keine in der Mitte der Dicke verlaufenden Zugfasern mehr vorhanden sind. Auf der Seite des Druckes werden alle in der Richtung der Zugfasern gelegenen Fasern in Längsrichtung komprimiert, also schwinden; bloß die recht-

winklig dazu stehenden Fasern werden seitlich komprimiert und durch die Tendenz zur Verdickung des Organes an diesen Stellen zugleich gedehnt. Daher können hier schließlich in letzterem Sinne gerichtete Fasern übrig bleiben. Die gleichzeitige Dehnung dieser Fasern kommt folgendermaßen zustande: Da bloß die Primitivfibrillen durch Kittsubstanz direkt quer verbunden sind, die so gebildeten primären Fibrillenbündel aber untereinander durch kein genügendes Bindemittel verbunden sind, so werden die aus ihnen gebildeten sekundären Bündel bei der Seitenkompression sich stark verbreitern, was eine Dehnung des betreffenden Durchmessers des Organes zur Folge hat; diese Dehnung wird ihr entsprechend gerichtete Fasern ausbilden. Infolgedessen müssen in der Druckschicht schließlich zwei rechtwinklig zueinander stehende Fasersysteme entstehen.“ (Roux.)

Auf Anregung von Roux hat es O. Levy (92, 93) unternommen, die theoretischen Voraussetzungen durch das Experiment zu prüfen, indem er den Einfluß von Zugkräften auf die Entwicklung des Sehnengewebes beim Kaninchen studierte. Er kam zu Resultaten, welche in mehrfacher Hinsicht geeignet sind, unser Interesse in Anspruch zu nehmen. In einer ersten Versuchsreihe wurde nach *einfacher Tenotomie* der Achillessehne die Entwicklung jungen, keimenden Bindegewebes in der Sehnennarbe unter dem steten Einfluß des kräftig intermittierenden Zuges der Muskulatur untersucht und festgestellt, daß in den ersten 10 Tagen eine kompliziert verflochtene, *aber doch nach einem bestimmten, den gegebenen mechanischen Verhältnissen entsprechenden Typus gebaute* Narbe entsteht, daß diese aber weiterhin zu einer regelmäßigen längs- und parallelfaserigen Struktur umgearbeitet wird. In einer weiteren Versuchsreihe wurde dann durch einen Längsschnitt über Ober- und Unterschenkel die Beugemuskulatur freigelegt, dann in gleicher Richtung die Fascie des Unterschenkels gespalten bis zum proximalen Ende der Achillessehne. Von diesem wurde nun durch einen Querschnitt die gesamte Muskulatur getrennt, nach oben umgeschlagen und an ihrem Ursprung (Mitte des Oberschenkels) abgeschnitten. Nun wurde an der noch stehenden Achillessehne die Tenotomie vorgenommen. Der obere, scheinbar haltlose Stumpf konnte sich nicht verlagern, da er durch ein gleichsam ringförmiges Band, den Rest der Unterschenkelfascie, fixiert war. *Es ergab sich, daß eine bedeutende Verzögerung der Differenzierung der jungen Bindegewebszellen stattfand, und daß die später gebildeten Fibrillen in atypischer, regelloser Weise miteinander verflochten waren* (Fig. 246 A). Eine letzte Versuchsreihe wurde in folgender Weise angeordnet: Muskelexstirpation, wie oben beschrieben, dann Tenotomie der stehengebliebenen Achillessehne; *darauf wurde sogleich ein Seidenfaden quer zur Achse des Unterschenkels so in die Wunde eingelegt*, daß das eine Ende möglichst zwischen den beiden Stümpfen blieb, während das andere lang zur Hautwunde heraushing; Gipsverband in Streckstellung des Fußes. Nach 4—6 Tagen Eröffnung des Verbandes, um den heraushängenden Faden durch ein quer auf den Unterschenkel gelegtes Hölzchen entsprechend anzuspannen. Ein neuer Gipsverband fixierte den Fuß in der alten Stellung und den Faden in der gegebenen Spannung. So blieb das Tier einige Wochen. Es ergab sich, *daß sich ein quergerichteter Strang junger*

Bindegewebsfasern ausbildete, dessen Entstehung mit Sicherheit ursächlich auf den Zug des Seidenfadens zurückgeführt werden konnte (Levy). (Fig. 246 B.) (Vergl. auch Kaneko, 72).

Es ist bemerkenswert, daß sich der Einfluß des Zuges in erster Linie auf die Bildungszellen selbst geltend macht, welche, ursprünglich sternförmig und polymorph, dann Spindelform annehmen und nun erst beginnen Fasern zu bilden.

Wenn ich auch durchaus zugebe, daß man sich das Zustandekommen der Fibrillenanordnung in vielen Fällen nach der von Roux mit genialem Scharfsinn entwickelten Theorie befriedigend zurechtlegen kann, so stehen doch einer Verallgemeinerung dieser Auffassung, wie ich glaube, schwere Bedenken entgegen. Schon der Umstand, daß das ganz analog zusammengesetzte Cutisbindegewebe

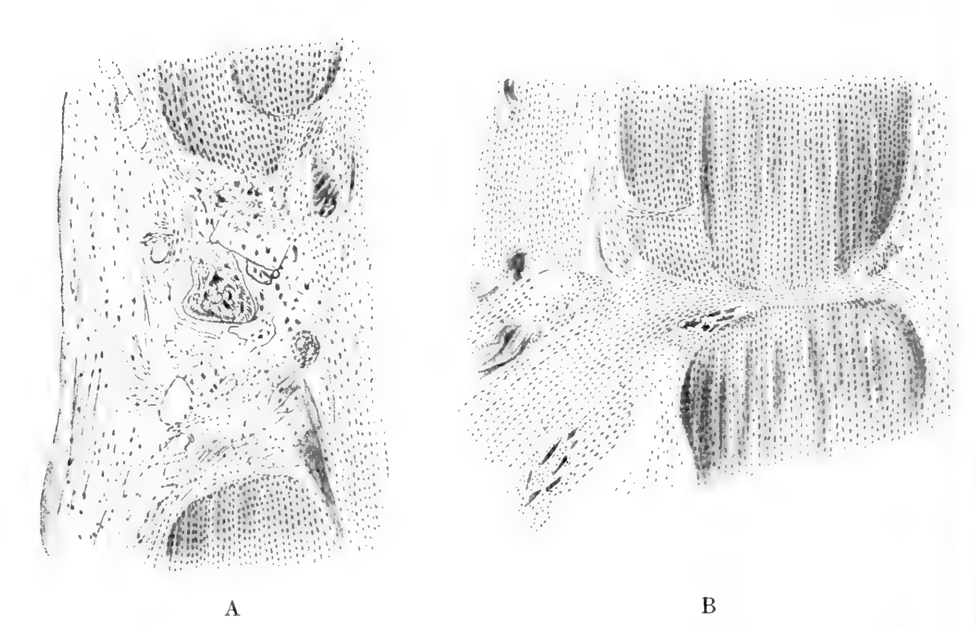


Fig. 246. A Frontalschnitt durch eine 15 Tage alte Tenotomienarbe (Kaninchen, Achillessehne) nach Muskelexstirpation. Ungeordneter Faserverlauf. B Frontalschnitt durch eine ebensolche Narbe (26 Tage alt) nach Einwirkung eines quergerichteten, durch einen Faden vermittelten Zuges. (Nach Levy.)

bei niederen Wirbeltieren (Selachiern) aus einer ganzen Menge solcher Schichten mit rechtwinklig gekreuztem Faserverlauf sich aufbaut, die mit größter Regelmäßigkeit aufeinander folgen, dürfte nicht ganz leicht zu deuten sein. Wie Triepel bemerkt, tritt die Beanspruchung der Haut nur an wenigen Stellen in typischer Weise auf, wie an der Planta pedis oder der Palma manus beim Menschen, wo in sehr häufiger Wiederholung ein senkrecht zur Oberfläche stehender Druck einwirkt. Die Zugtrajektorien verlaufen daher (wenigstens annähernd) parallel zu der Oberfläche. Dort, wo die Haut leicht verschiebbar ist, ist ihre Beanspruchung meist vielfachem Wechsel ausgesetzt. Beanspruchung gleichbleibender Art darf man allenfalls über

Gelenken annehmen. Bei im Wasser lebenden Tieren, wie den Selachiern, sind jedeufalls keinerlei Momente erkennbar, welche die Struktur der Cutis nach den angedeuteten Gesichtspunkten zu erklären vermöchten. Wenn wir aber sehen, daß solche gekreuzt-faserige Strukturen auch bei typischen Cuticularbildungen in weitester Verbreitung vorkommen, ja geradezu die Regel bilden (man erinnere sich der vielen schon angeführten Beispiele), dann stößt man auf außerordentlich große Schwierigkeiten und sieht sich zu Voraussetzungen gezwungen, welche mit den zurzeit noch herrschenden Anschauungen nicht ohne weiteres vereinbar sind. Ich will nun keineswegs sagen, daß man aus diesem Grunde zurückschreken müßte, aber man muß wenigstens zu klarer Erkenntnis der obwaltenden Schwierigkeiten vorzudringen suchen. Schon v. Ebner sah sich vor dieselben gestellt, als er erkannte, daß die ebenfalls gekreuzt-faserige Chordascheide aus typischem fibrillären Bindegewebe, aber ohne eingeschlossene Zellen, besteht, also ein Gebilde darstellt, durchaus vergleichbar dem fibrillär differenzierten Mantelgewebe mancher Tunicaten (*Cynthia*), oder dem Panzer vieler Arthropoden, der Cuticula zahlreicher Würmer und schließlich auch der Schale der Gastropoden. Er steht durchaus auf dem Standpunkte, „daß bei der Bildung des fibrillären Bindegewebes im allgemeinen orientierte Zug- und Druckwirkungen eine Rolle spielen" und schließt sich auch der Rouxschen Auffassung an, wonach zur Fibrillenbildung von außen her erzeugte Zugspannung nötig sei. Da aber — und das gilt von allen echten Cuticularbildungen — die Chordascheiden das Produkt einer einschichtigen, in einer Ebene ausgebreiteten Zellenlage (Epithel) darstellen, so gewinnt es den Anschein, daß hier die fibrilläre Differenzierung ganz unabhängig von den Bildungszellen „innerhalb einer zunächst nicht-fibrillären kolloïdalen Masse erfolgt und zwar unter dem Einflusse von Kräften (Zug und Druck), welche auf diese direkt wirken. v. Ebner bezieht sich dabei auf die schon früher (vgl. p. 877) erwähnten Versuche an Eiweiß, Gummi- und Leimfäden, die er unter orientiertem Zug in Alkohol zum Erstarren brachte und die dabei fibrilläre Struktur annahmen. Nun zeigt die Faserscheide der Chorda in der Längsrichtung des Tieres tatsächlich eine sehr starke positive Längsspannung (Druck in der Längsrichtung) neben einer gleichzeitig bestehenden tangentialen negativen Querspannung (Zug in zirkulärer Richtung, vgl. oben p. 938). Da nach v. Ebner alles dafür spricht, daß diese besonderen mechanischen Bedingungen schon zu einer Zeit vorhanden sind, wo unter der Elastica externa die erste Spur der Faserscheide erscheint, so „würde sich ohne weiteres erklären, daß die von den Chordaepithelzellen zuerst ausgeschiedene formlose, leimgebende Substanz eine rein zirkulär verlaufende Faserlage bildet, wie es tatsächlich der Fall ist, und daß sich im Laufe des Wachstums die Chordaepithelzellen allmählich den herrschenden Druckverhältnissen entsprechend zu Zylinderzellen umwandeln, deren Längsachse senkrecht zu der Richtung der von ihnen gebildeten Fibrillen steht". Große Schwierigkeiten bereitet aber dann einer mechanischen Erklärung „die allmähliche Umbildung der Faserscheide in ein System von drei Faserschichten von welligem Verlauf und abwechselnd entgegengesetzter Richtung der Fasern". v. Ebner spricht in bezug auf diesen Punkt „nur im allgemeinen die Vermutung aus, daß diese sekundäre Faserverschiebung auf ungleiche Wachstumsvorgänge in den die Chorda

umgebenden Organsystemen, insbesondere des Zentralnervensystemes, der Muskeln etc., welche ihrerseits wieder das Wachstums der skelettbildenden Teile und die Chorda selbst beeinflussen, zurückzuführen sei". Die Entstehung der Faserbiegungen der Chordascheide wird dann schließlich als ein „korrelativer Wachstumsvorgang" gedeutet. Man hätte demnach in den Chordascheiden der Fische, wie v. Ebner bemerkt, ein interessantes Beispiel eines „funktionell gezüchteten Ausscheidungsproduktes der Bindegewebszellen vor sich, dessen vielgestaltige Formen nicht von einer direkten plastischen Tätigkeit der Bildungszellen, sondern von den mechanischen Bedingungen abhängen, unter welchen es der Aufgabe, Verschiebungen der Gewebe durch Elastizitätswirkungen wieder auszugleichen, am besten genügt". Es handelt sich hier, wie man sieht, um eine Reihe von Hypothesen, denen eine wirklich überzeugende Kraft kaum zukommt, deren heuristischen Wert ich aber keineswegs in Abrede stellen möchte. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß eine Weiterführung der v. Ebnerschen Experimente über fibrilläre Differenzierung organischer Kolloïde unter möglichst verschiedenartiger Beanspruchung durch Zug- und Druckkräfte noch wertvolle Ergebnisse liefern würde, allein ich glaube nicht, daß es möglich sein wird, die Struktur der Chordascheide und anderer ähnlich gebauter Cuticularbildungen ohne Zuhilfenahme von Vorgängen und Veränderungen zu erklären, die sich unter dem Einfluß einer lebenden Substanz abspielen. Nach v. Ebner treten „die ersten Fibrillen in direktem Kontakte mit den Epithelzellen der Chorda an deren äußerer Oberfläche als zirkulär verlaufende Fäserchen auf . . . sie erscheinen als kontinuierliche feine glatte Fädchen, sobald sie überhaupt erkennbar werden". „Wenn nun", fährt v. Ebner fort, „die Faserscheide rein zirkularfaserig bliebe, so könnte man sich ja vorstellen, daß die Fibrillen Schicht für Schicht von der Oberflächenschicht der Epithelzellen gebildet werden. Aber selbst dann müßte man für die jeweilig äußersten Schichten noch ein nachträgliches Längenwachstum, entsprechend dem fortwährend zunehmenden Umfang der Chorda annehmen. Denn an eine passive Dehnung der stets gleich dick erscheinenden Fibrille ohne gleichzeitige Substanzaufnahme kann man nicht denken. Nun zeigt sich aber schon bei 5—6 cm langen Tieren die typische Anordnung der drei Schichten, die nun nicht mehr einfach von innen nach außen wachsen können, sondern selbständig wachsen müssen, mit Ausnahme der innersten, welche allein durch direkt von den Zellen gebildete Fasern sich verdicken und verlängern könnte. In den äußeren Schichten müssen also neue Fasern zwischen den alten entstehen." Wie diese Neubildung zu denken ist, ob es sich um Längsteilung bereits vorhandener Fibrillen handelt oder um Zwischenlagerung ganz neuer Elemente, die sich in irgendeiner Weise aus der Grundsubstanz differenzieren, läßt sich nicht direkt entscheiden, doch hält v. Ebner das letztere wohl mit Recht für wahrscheinlicher. Das Längenwachstum jeder einzelnen Fibrille läßt er „nicht in der Art eines Kristalles, sondern durch Intussusception, durch Aufnahme neuer Teilchen zwischen die alten" geschehen.

Wir hätten es demnach in diesem Falle mit einer Form von zellenlosem fibrillären Bindegewebe zu tun, welches nicht als totes unveränderliches Zellprodukt gelten kann, sondern in gewissem Sinne lebt wie

zellenhaltiges und vor allem wächst; da nun aber wohl kaum anzunehmen ist, daß die Fibrillen des gewöhnlichen zellenhaltigen Bindegewebes sich in einem so wesentlichen Punkte anders verhalten werden, als die Chordafaserscheide, so kommt man zu der prinzipiell sehr wichtigen Folgerung, daß es nicht nur die Zellen (Bindegewebskörperchen) sind, welche eine Bindesubstanz als **lebendiges** Gewebe charakterisieren, sondern nicht minder auch das abgeschiedene Zellprodukt, welches unter dem Einfluß der absondernden Zellen wenigstens zeitweise, vielleicht aber auch dauernd eine Art von Sonderleben zu führen scheint. Ich bemerke aber ausdrücklich, daß es sich hier um ein Lebendigsein in wesentlich anderem Sinne handelt, als bei dem Protoplasma der Zellen. Doch soll erst in dem Abschnitt über das Knorpelgewebe auf diesen Punkt näher eingegangen werden. Jedenfalls bedeutet die Chorda-Arbeit V. v. EBNERS einen ersten Schritt zur Begründung einer zukünftigen Physiologie des Bindegewebes, deren Nichtvorhandensein schon ROUX mit den Worten beklagte: „Das Bindegewebsleben in seiner Mannigfaltigkeit ist uns eben noch fast ganz unbekannt.“

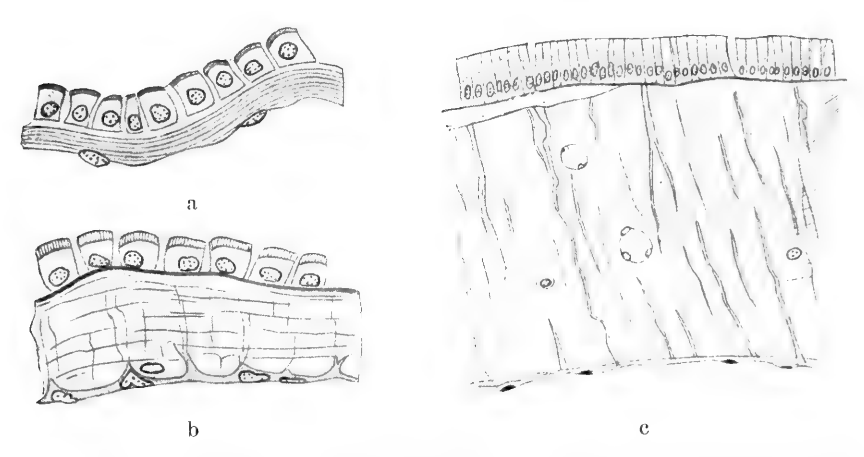


Fig. 247. *Amphioxus*. a Querschnitt durch die äußere Wand der Seitenfalte eines etwa 12 mm langen Exemplares. Man erkennt die einschichtige Epidermis und unten das dünne Endothel der Faltenhöhle. Zwischen beiden Zellschichten liegt eine zellenfreie Grundsubstanzschicht mit tangential verlaufenden Fibrillen. b Späteres Entwicklungsstadium mit einer interepithelialen dicken Schicht zellfreien Gallertgewebes mit tangentialen Fibrillen. c Völlig entwickelter Zustand. (Nach STUDNIČKA.)

Neuerdings hat auch STUDNIČKA (158) der zellenlosen, subepidermalen Bindesubstanz einiger Fische ein selbständiges „Leben“ zugeschrieben. Bei einem etwa 12 mm langen *Amphioxus* war die betreffende Schicht noch dünn und enthielt reichlich „tangential verlaufende Fibrillen“ (Fig. 247). Sie stellt ohne Zweifel ein Produkt des äußeren Epithels dar, das nun allmählich an Dicke zunimmt und sich in Gallertgewebe umwandelt, in welchem dann neben horizontal verlaufenden auch senkrecht aufsteigende Fibrillen sich finden. An der Grenze zwischen Epithel und Gallertschicht entsteht sehr bald „eine dünne membranartige

Verdichtungszone" (Corium?); die außerordentliche Massenzunahme der ganzen subepidermalen Schicht betrachtet Studnička als „unabhängig von den Zellen, die ihr ehemals den Ursprung gegeben haben". . . . „Man sieht, wie er bemerkt, in der Gallerte runde Lücken, Querschnitte von Kanälen, welche eine Ernährungsflüssigkeit (Lymphe) führen. Diese ernährt jedenfalls die Grundsubstanz direkt. Sie hat daher ihren eigenen Stoffwechsel." Ich glaube nicht, daß man eine solche Auffassung im gegebenen Falle auch nur als wahrscheinlich bezeichnen kann. Jedenfalls kann sie nicht als streng erwiesen gelten, Um so interessanter ist dagegen ein anderer Fall, der gewissermaßen ein Gegenstück zu den Chordascheiden darstellt, wo es sich aber um eine ganz typische Cuticula eines wirbellosen Tieres handelt. Es ist dies die sehr stark entwickelte derbe „Haut" der Ascariden, auf deren merkwürdigen Bau schon früher aufmerksam gemacht wurde. Toldt (164) unterscheidet 8 Schichten, die äußere und innere Rindenschicht, die homogene Schicht, die Bänderschicht, die äußere, mittlere und innere Faserschicht und die Basalschicht mit der Grenzmembran (vgl. Fig. 197). Ihre feinere Struktur bedarf trotz der sehr detaillierten Beschreibung Toldts, auf die ich hier nicht eingehen kann, noch sehr eines eingehenden Studiums, vor allem aber gilt dies von der absondernden Zellenschicht (Subcuticula); zwei Umstände sind es nun, die eine erneute, von physiologischen Gesichtspunkten geleitete Untersuchung dringend wünschenswert erscheinen lassen, einmal die Tatsache des beständigen Wachstums, wodurch sich diese Cuticula in auffälligster Weise von der der Arthropoden unterscheidet, deren Wachstum mit der letzten Häutung aufhört und dann das Vorhandensein eines Systemes von untereinander in Zusammenhang stehenden Bahnen, die, aus der Subcuticula stammend, alle Schichten durchsetzen, die das Aussehen gallertiger Fäden besitzen und von Toldt als die Ernährung vermittelnde „Saftfasern" gedeutet werden. So muß nach Toldt diese vielleicht komplizierteste Cuticularbildung entschieden als eine selbständig wachsende, belebte Substanz angesehen werden, wie denn auch Schneider in seiner Monographie der Nematoden (p. 216) sagt: „Wir können die Cuticularschicht der Nematoden nicht, wie es bei den Arthropoden möglich ist, als ein von der subkutanen (chitinogenen) Matrix abgelöstes Gebilde (Sekret) betrachten, sondern sämtliche Schichten der Haut stehen noch in einem lebenden Zusammenhang." Daß ich diese letztere Formulierung keineswegs als einen Beweis gegen die Auffassung der Cuticula als eines Zellproduktes (Sekretes) ansehen kann, wird später noch näher zu erläutern sein.

Es liegt der Gedanke nahe, daß vielleicht auch viele andere ähnlich gebaute Cuticularbildungen wirbelloser Tiere, wie insbesondere Chitingebilde, nicht von vornherein als tote Zellprodukte aufzufassen sind, sondern zunächst noch eine Zeitlang in lebendiger Wechselwirkung mit den Bildungszellen stehen und demgemäß eine mehr oder weniger ausgesprochene Plastizität zeigen. Ein derartiges Verhalten ist für die Cellulosemembran der Pflanzenzellen seit lange bekannt. Ich erinnere hier an die früher besprochenen Erscheinungen des Flächen-(Längen-)Wachstums (p. 387 ff.), sowie besonders auch an die Wachstumsveränderungen innerhalb der Exine mancher Pollenkörner (p. 396 f.), welche letztere in gewissem Sinne als ein Analogon zu dem Verhalten der Chordascheide gelten können.

Alle diese Tatsachen und Ueberlegungen scheinen mir nun übereinstimmend darauf hinzudeuten, daß die Bildung und Anordnung der Fibrillen in der Chordascheide nicht in einer — ich möchte sagen — grob-mechanischen Weise erfolgt, wie v. EBNER annimmt, sondern daß es dabei „mehr vital" zugeht. Hinsichtlich der ersten Entstehung der Fibrillen erscheint es noch fraglich, ob dabei die „kollagenen" Zellen des Chordaepithels bloß formloses kolloïdes Material produzieren, oder in demselben Sinne aktiv beteiligt sind, wie es von „chitinogenen" Zellen bekannt ist, d. h. die Ausgestaltung der Fasern unmittelbar bedingen. Ich denke dabei hauptsächlich an die früher besprochene Arbeit von KAPZOV (vergl. oben p. 880 ff.) über die Entwicklung der „Balken" in der Cuticula von *Cetonia aurata*, die allerdings noch weitergeführt werden muß, ehe ein abschließendes Urteil gestattet ist, aus der aber doch hervorgeht, daß in dem gegebenen Fall bei einer Faserstruktur von weitgehender Aehnlichkeit mit bindegewebigen Bildungen nicht nur die erste Anlage der Fibrillenbündel (Balken), sondern auch deren gekreuzte Richtung in den einzelnen Schichten durch die Bildungszellen bedingt wird, ohne daß Zug- und Druckkräfte dabei in erkennbarer Weise mitwirken. Daß solche auch bei der Ausgestaltung gewisser Bindegewebsstrukturen unbeteiligt sind, hat neuerdings erst wieder TRIEPEL (172) an dem Schleimgewebe des Froschlarvenschwanzes gezeigt. Am Saum desselben konnte er bei Untersuchung von Querschnitten feststellen, daß sich aus dem Netz Querfasern herausheben, die den Seitenflächen des Schwanzes, und ferner solche, die den Kanten zustreben (Höhenfasern). In der Nähe der Kanten, also dort, wo der Schwanzsaum sehr dünn ist, verbinden die Querfasern die beiden Seitenflächen miteinander (Fig. 248 a, c). Die Höhenfasern verlaufen, wo sie deutlich und auf längere Strecken zu verfolgen sind, meist parallel den Seitenflächen, wodurch der Querschnitt in drei Abteilungen zerlegt wird, zwei seitliche mit den querlaufenden Randfasern und eine mittlere, die entweder das ungeordnete Netz oder wieder Querfasern enthält. Die Längsschnitte zeigen Bilder, die denen der Querschnitte vollkommen analog sind; auch hier fallen wieder zunächst die Querfasern ins Auge. Den Höhenfasern der Querschnitte entsprechen Längsfasern (Fig. 248 b). Kombiniert man die Bilder von Quer- und Längsschnitten, so gewinnt man eine gute körperliche Vorstellung von dem Bindegewebsgerüst, das den Saum des Ruderschwanzes erfüllt. „Es handelt sich, wenn man von dem feinen Filzwerk absieht, um ein Netzwerk, das im mittleren Teil des Saumes am dichtesten ist. Dieser Abschnitt wird nach außen durch eine oder mehrere Lagen bestimmt gerichteter Fasern begrenzt. Diese Fasern verlaufen teils nach der Spitze, teils nach den Kanten und treffen sich unter annähernd rechten Winkeln. Hierzu kommt noch ein System quer, d. h. nach den Seitenflächen ziehender Fasern, die in den Seitenteilen zwar sehr dünn, aber regelmäßig anzutreffen sind, in dem mittleren Abschnitt aber oft vermißt werden. Da die Beanspruchung des Ruderschwanzes im Prinzip derjenigen der halben Delphinflosse entspricht, so hatte TRIEPEL ursprünglich gehofft, hier auch ähnliche Strukturverhältnisse zu finden. Dies ist jedoch in keiner Weise der Fall, ja es scheint, daß die Struktur des Larvenschwanzes mit der Schwimmfunktion überhaupt nicht in näherem Zusammenhang steht. Er ist daher geneigt, in der Art des Wachstums das wesentlichste

gestaltende Moment zu erblicken; da nun dieses mit reichlicher Wasseraufnahme Hand in Hand geht, so denkt Triepel an einen event. Einfluß osmotischer Strömungen etwa in der Art, daß die Zellen Salze und andere gelöste Stoffe an die Intercellularsubstanz (Gallerte) abgeben, wodurch der hier herrschende osmotische Druck erhöht wird. Daher wird von seiten dieser aus der Umgebung Wasser angezogen,

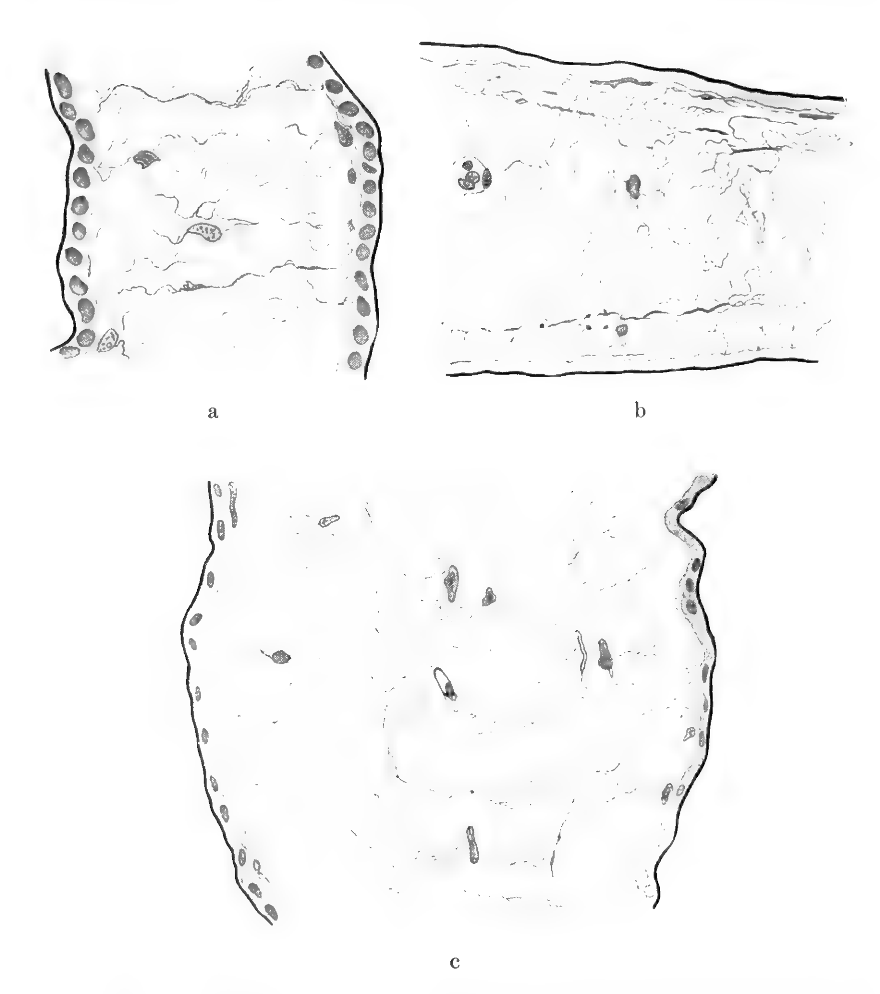


Fig. 248. *Rana fusca* (Larve). a Teil eines Querschnittes durch den Flossensaum des Schwanzes. (Schwanzlänge 8,1 mm.) Querfasern. c Ein gleiches Präparat von einer etwas älteren Larve. Quer- und Höhenfasern. b Längsschnitt durch die Flosse. Quer- und Längsfasern. (Nach Triepel.)

welches natürlich die Epitheldecke passieren muß. Die besondere Anordnung der Querfasern, die in der Nähe der Seitenwände liegen, macht ihm nun den Eindruck, „als ob sie unter einem richtenden Reize vorgewachsen sind, der vom umgebenden Wasser seinen Ausgang nahm“. Den Grund für das Vorwachsen feiner Zellausläufer,

die „mit hochkonzentrierter Flüssigkeit gefüllte Fäden“ darstellen, sieht er „in der Anziehung, die zwischen diesen und dem Wasser besteht, also in einem tonotaktischen Prozeß, das Vorwachsen selbst stellt eine besondere Form der Reizbewegung vor“. Er erinnert dabei an Beobachtungen von STAHL an Myxomyceten (*Aethalium*), welche Aeste nach einer wasserreichen Gelatine aussenden (Hydrotaxis). Wenn sich schon gegen diesen Deutungsversuch gewisse Bedenken aufdrängen, so gilt dies doch noch viel mehr von der Uebertragung der gleichen Auffassung auf die Höhen- und Längsfasern. Keinesfalls aber wäre die fragliche Struktur nach TRIEPEL als eine „funktionelle“ im Sinne von ROUX oder gar als eine „trajektorielle“ aufzufassen.

Ob typisches fibrilläres Bindegewebe außer bei Wirbeltieren auch bei Wirbellosen vorkommt, ist zurzeit nicht streng nachgewiesen, wenigstens nicht im chemischen Sinne, denn es sind zwar mehrfach faserige Zwischensubstanzen beschrieben, aber in keinem Falle ist der Beweis geliefert, daß es sich um kollagene (leimgebende) Fibrillen handelt.

Indessen hat schon HANSEN (50) mit Recht hervorgehoben, daß eine Einteilung histologischer Elemente nach ihrem chemischen Verhalten nur unter gewissen Bedingungen zulässig ist. In der Tat gibt es eine Menge von Fällen, „wo man Fibrillen und Gewebsbestandteile findet, die sich nach Form, Aussehen, Anordnung, Genese usw. entweder gar nicht von den leimgebenden Fasern unterscheiden oder von denen doch anzunehmen ist, daß sie sich dem übrigen ‚weißen fibrösen Gewebe‘ aufs engste anschließen, während sie in chemischer Beziehung von den kollagenen Geweben abweichen“ (HANSEN). Ja es ist bekannt, daß auch die kollagenen Fibrillen selbst auf ihren allerersten Entwicklungsstufen zwar morphologisch schon völlig mit den leimgebenden übereinstimmen, aber eben noch keinen Leim geben. Desgleichen enthält das Narbengewebe nach MALL (l. c,) eigentümliche widerstandsfähige Fibrillen, die im Aussehen durchaus kollagenen Fasern entsprechen, aber beim Kochen ebenfalls keinen Leim liefern.

Bei Repräsentanten gewisser Abteilungen der Cölenteraten (Pennatuliden, einige Alcyonarien und Actinien) hat KÖLLIKER (76) seinerzeit das Vorkommen fibrillären Bindegewebes beschrieben. So sollen bei *Spoggodes* die frisch untersuchten Septa „aus einem schön lockigen, sehr zierlich aus feinen Fäserchen zusammengesetzten Bindegewebe bestehen, in dem sonst keine Elemente zu sehen sind Setzt man HCl oder Essigsäure hinzu, so wird die Faserung undeutlich und kommen schmale, dunkle Strichelchen zum Vorschein, in denen in vielen Fällen bestimmt kleine, mehr verkümmerte Spindelzellen sich erkennen lassen.“ Bei gewissen Actinien (*Actinia* und *Edwardsia*) besteht die Leibeswand nach außen von den Muskeln aus einem dichten Filz entschieden fibrillären Bindegewebes, dessen Fasern vor allem longitudinal und transversal verlaufen, in einzelnen Zügen aber auch radiär und schief zur Oberfläche ziehen. Stellenweise sieht man sich rechtwinklig kreuzende Faserlagen (Fig. 249). Allerwärts findet man hier Bindegewebskörperchen (Zellen) in der fibrillären Grundsubstanz. Als der Entdecker des Vorkommens fibrillärer Bindesubstanzen bei Mollusken muß LEYDIG gelten, welcher 1854 in einer kurzen Notiz (MÜLLERs Arch., 1854, p. 296) auf das Vorkommen fibrillären Gewebes bei Cephalopoden aufmerksam machte. Er betonte die große Aehnlichkeit mit dem Vertebratenbindegewebe. Später hat V. HENSEN in seiner

Arbeit über das Cephalopodenauge fibrilläre Bindesubstanz erwähnt und abgebildet. Später hat dann BROCK (10, 11) eine Reihe von Geweben beschrieben, die er als Vertreter der fibrillären Bindesubstanzen bei den Mollusken zu betrachten geneigt ist. Ganz besonders charakteristisch ist das Gewebe der Kapsel, welche Leber, Darm und Zwitterdrüse bei *Aplysia (fasciata)* einschließt. Bei jungen Tieren zart und durchsichtig, erscheint sie bei großen Individuen derb und sehnenartig glänzend. Verschieden dicke Fibrillenbündel durchkreuzen sich in allen möglichen Richtungen; von Stelle zu Stelle sieht man ihnen große, runde, blasse Kerne anliegen, die von einem Plasmahof umgeben sind. Essigsäure bringt diese Fibrillen zum Quellen (am gehärteten Präparat), doch geht diese Quellung niemals bis zum Verschwinden der fibrillären Streifung.

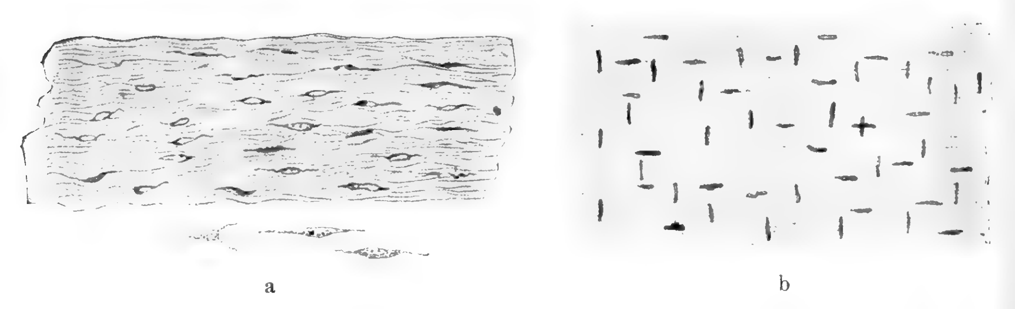


Fig. 249. a Fibrilläre Bindesubstanz aus einem Septum einer Aktinie. b Bindesubstanz mit sich kreuzenden Fibrillen und verkümmerten Zellen aus der Haut derselben Aktinie. (Nach KÖLLIKER.)

B. Die physikalischen Eigenschaften des fibrillären Bindegewebes.

Für die Funktion der aus faserigem Bindegewebe gebildeten Teile sind natürlich die physikalischen Eigenschaften seiner Elemente (der Fasern oder Fibrillen) von der größten Bedeutung und erfordern eine eingehende Besprechung. Die auffallendste und für die normalen Leistungen wichtigste Eigenschaft ist die große Zugfestigkeit der Fasern bei sehr geringer Dehnbarkeit und Biegungsfestigkeit. Wie ROUX bemerkt (Ges. Abhandl., Bd. 1, p. 187, Anm.), „enthält das Sehnengewebe über 60 Proz. Wasser, hat aber trotzdem die Zugfestigkeit fast des weichen Eisens und rechtwinklig zur Faserrichtung auch eine sehr erhebliche Druckfestigkeit, an welcher allerdings die Zugfestigkeit mitbeteiligt ist, indem der Druck sich großenteils in Zug umsetzt. Trotz dieser großen Festigkeit hat eine 10mal so lange als dicke Sehne nicht einmal so viel Strebefestigkeit, also Biegungsfestigkeit, um bei aufrechter Haltung der Sehne nur ihr eigenes Gewicht tragen zu können. Dies könnte man geneigt sein, allein von der Zusammensetzung aus außerordentlich feinen Fasern abzuleiten bei ungenügender Verbindung derselben gegen seitliche Verschiebung (Abscherung). Doch sprechen andere Verhalten dafür, daß auch jede einzelne Primitivfaser noch eine besondere, ihrer Funktion Zugwiderstand zu leisten, angepaßte Struktur hat: Beim Trocknen wird nämlich eine Sehne nicht

kürzer, sondern bloß dünner, beim Quellen (in schwacher Essigsäure) wird sie nicht länger, sondern bloß dicker und (durch Schlängelung der Fasern) kürzer. Also die Längsdimension der Bindegewebsfaser ist unveränderlich; die spezifischen Molekel sind daher in der funktionellen Richtung so fest verknüpft, daß beim Trocknen kein Wasser heraus und beim Quellen keines hinein kann, so daß also in dieser Dimension wohl überhaupt keine Wassermolekel als solche zwischengelagert sind. Diese spezifische, der dimensionalen Funktion angepaßte unsichtbare Struktur kann man als ‚dimensionale funktionelle Struktur' der Bindegewebsfaser bezeichnen." Roux macht ferner darauf aufmerksam, daß eine in verdünnter Essigsäure schwach gequollene Sehne ihre durchscheinende Beschaffenheit verliert und wieder das bekannte atlasglänzende Aussehen annimmt, wenn man sie nur wenig dehnt; „ihre Teilchen sind also durch die Quellung bloß etwas verschoben und erlangen daher bei Zug sogleich ihre normale Anordnung wieder. Während so also die Bindegewebsfaser in der funktionellen Richtung einen besonders festen Molekularverband haben muß, aus dem nach dem Tode nichts aus- und in den nichts eintreten kann, schrumpft eine lebend entspannte Bindegewebsfaser und wird erheblich kürzer und bei dauernd abnorm starkem Zug länger." (Roux.)

Demungeachtet sind aber auch „tote" Sehnenfasern keineswegs undehnbar, sondern zeigen bei entsprechender Belastung eine durchaus nicht zu vernachlässigende Verlängerung. Solche Versuche sind an toten menschlichen Sehnen schon von Wertheim (186) und neuerdings von Triepel (166, 171) angestellt worden. Ich gebe nachstehend einen solchen Versuch des letztgenannten Autors wieder, der sich auf die Plantarsehne einer 50-jährigen Frau bezieht.

P (kg)	l (mm)	λ (mm) Dehnung	s	α	Ez
0	210,0	—	—	—	—
0,5	211,77	1,77	0,223	0,0084	26,5
1,0	212,43	2,43	0,947	0,0016	38,6
1,5	212,975	2,975	0,670	0,0142	47,3
2,0	213,45	3,45	0,893	0,0164	54,4
2,5	213,89	3,89	1,117	0,0185	60,3
3,0	214,365	4,365	1,340	0,0208	64,5
3,5	214,75	4,75	1,563	0,0226	69,1
4,0	215,16	5,16	1,786	0,0246	72,7
4,5	215,475	5,475	2,010	0,0261	77,1
5,0	215,9	5,9	2,233	0,0281	79,5
5,5	216,4	6,4	2,456	0,0305	80,6
6,5	217,32	7,32	2,903	0,0349	83,3
7,5	217,97	7,97	3,350	0,0380	88,3
8,5	218,78	8,78	3,796	0,0418	90,8
9,5	220,12	10,12	4,243	0,0482	88,0
10,0	Riß	—	4,466	—	—

Im Hinblick auf die ziemlich allgemein herrschende Ansicht, daß die Sehnen, wie überhaupt Bindegewebsfasern, vollkommen oder doch fast vollkommen unnachgiebige Gebilde sind, beanspruchen diese Ergebnisse Triepels gewiß Beachtung, zumal die Frage auch praktische Bedeutung besitzt (Sehnenzerreißungen).

Man kann auf Grund eines solchen Versuches eine „Dehnungskurve“ konstruieren, indem man als Abscisse in einem rechtwinkligen Koordinatensystem die Spannung (s), d. h. die durch den Querschnitt (q) des gedehnten Körpers (im gegebenen Falle 2,239 mm²) dividierten Belastungen (P), einträgt, als Ordinaten aber die Verlängerungen (α) der Längeneinheit, d. i. die Quotienten aus den Gesamtverlängerungen (λ) und der ursprünglichen Länge (l) aufträgt. Würde Proportionalität zwischen den verschiedenen Spannungen und den zugehörigen Verlängerungen bestehen, so wäre die Dehnungskurve eine gerade Linie. Wachsen die Belastungen schneller als die Verlängerungen, so kehrt die Kurve der Abscissenachse ihre Konkavität zu, dagegen ihre Konvexität, wenn die Verlängerungen schneller wachsen als die Belastungen. Triepel betont, daß solche Kurven nicht, wie oft behauptet wurde, geometrische Formen, etwa Hyperbeln, Parabeln oder logarithmische Kurven sind. Der Dehnungsmodul (Ez), d. h. der Quotient aus der Gesamtspannung und der Gesamtverlängerung der Längeneinheit $\left(\frac{\alpha}{s} = \frac{P \cdot l}{q \cdot \lambda}\right)$ ist nur bei Körpern, bei denen Proportionalität zwischen Spannungen und Verlängerungen besteht eine konstante Größe, doch läßt sich der Begriff auch auf solche Fälle übertragen, wo das Proportionalitätsgesetz keine Geltung besitzt, wie im gegebenen Falle. „Man muß nur den Modul als eine veränderliche Zahl ansehen, die für jede Verlängerung eine bestimmte Größe besitzt.“

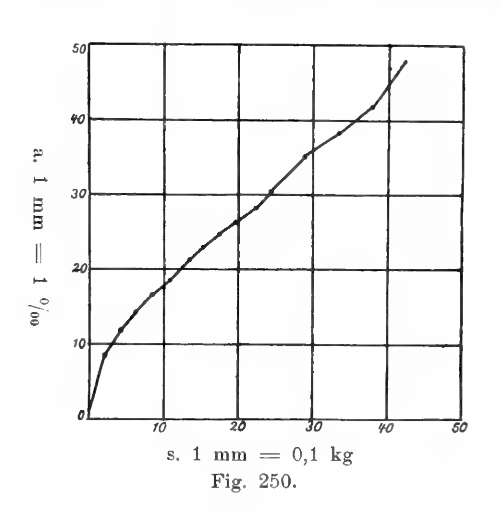


Fig. 250.

Aus den Zahlen der obigen Tabelle sieht man, „daß der Dehnungsmodul von rund 25 kg bis 90 (rund 100) kg ansteigt. Dieses Anwachsen erfolgt zuerst sehr rasch, bis zu einer Dehnung von 18 Prom., dann nur langsam und mit annähernd gleich großen Intervallen bis zu einer Dehnung von 42 Prom.; zuletzt stellt sich wieder eine Abnahme von (Ez) ein. Den Zahlen entspricht der Verlauf der Dehnungskurve (Fig. 250); zuerst zeigt sie eine Krümmung mit deutlicher, der Abscissenachse zugewandter Konkavität; ihr weiterer Verlauf gleicht einer annähernd geraden Linie, bis sie endlich bei 42 Prom. Verlängerung sich von der Abscissenachse abwendet.“ Entsprechende Versuche an Tiersehnen liegen bisher noch kaum vor. Wundt (186a) untersuchte eine Kalbssehne, Triepel (l. c.) solche vom Rind. Nach den Zahlen von Wundt, der nur um sehr geringe Beträge dehnte (bis 4 Prom.), lassen sich Moduln berechnen, die von 1,7—1,3 absteigen. Bei Triepels Versuchen wuchsen die Moduln mit zunehmender Verlängerung, als höchsten Wert berechnete er 24,4 für eine elastische Dehnung von 26 Prom. Im allgemeinen scheint es,

daß beim Rind (resp. Kalb) die Dehnbarkeit der Sehnen größer, ihre Elastizität dagegen kleiner ist als beim Menschen (Triepel).

Als Maß der Zugfestigkeit (Kz) gilt dasjenige Gewicht (P max), welches die Zerreißung herbeigeführt, dividiert durch den Querschnitt) (q) der noch ungedehnten Sehne, also $\frac{P\ max}{q} = s\ max$ (in dem mitgeteilten Versuch rund $\frac{5\ kg}{mm^2}$). Im lebenden Körper müssen wir uns die Sehnen in einem dauernden Spannungszustand denken, da ja die Muskeln im allgemeinen über ihre natürliche Länge gedehnt sind. Dieselben werden daher schon im Zustande der Untätigkeit nur infolge ihrer Elastizität bei den meisten Gliederstellungen an den Sehnen einen Zug ausüben und nur dann, wenn sie ihre natürliche Länge eingenommen haben, können auch die Sehnen ihre natürliche Länge besitzen.

Von weiteren physikalischen Eigenschaften der Bindegewebsfibrillen (speziell der kollagenen, denn nur diese sind genauer untersucht) beanspruchen namentlich ihr Quellungsvermögen, sowie das damit in engem Zusammenhang stehende optische Verhalten unser volles Interesse. Zu starker Quellung, wobei die Fasern sich verdicken und verkürzen, kommt es vor allem durch gewisse chemische Einwirkungen (Säuren, Alkalien), wobei aber unter allen Umständen das Vorhandensein von Wasser erforderlich ist. Schon Wilh. Müller (121) zeigte, daß jede Quellung unterbleibt, wenn Säuren in alkoholischer oder ätherischer Lösung einwirken. „Man nehme drei Sehnenstücke und lege das eine in Wasser, das andere in Alkohol und das dritte in Aether und setze zu jeder Flüssigkeit einige Tropfen Essigsäure, so wird nach 24 Stunden das in Wasser liegende Sehnenstück gequollen, breit und durchsichtig sein, während die in Alkohol und Aether liegenden noch nach Wochen unverändert sind.“ Auch sehr konzentrierte wasserfreie Säuren, wie z. B. Eisessig, bringen keine Quellung hervor. Wie schon oben erwähnt wurde, geschieht die Wassereinlagerung fast ausschließlich in der Querrichtung der Fasern, während dies in der Längsrichtung nicht der Fall zu sein scheint. Die Verdickung in der Quere beträgt bei Quellung in verdünnter Essigsäure (Schwanzsehnen der Maus) etwa 250 Proz. des ursprünglichen Durchmessers, während die Länge sich um 20—30 Proz. vermindert. Dehnt man eine in Essigsäure gequollene Sehne, nachdem sie in destilliertem Wasser gewaschen wurde, so wird mit steigender Dehnung die anfänglich glasartig durchsichtige Sehne allmählich wieder weniger durchsichtig und unter dem Mikroskop werden die Fibrillen wieder deutlich sichtbar. Dabei zeigt sich, wie v. Ebner (19) bemerkt, noch eine andere merkwürdige Erscheinung. Anfänglich läßt sich die Sehne dehnen, ohne eine merkliche Elastizität zu zeigen, sie behält die Länge, die man ihr durch Dehnung erteilt; erst wenn die gequollene Sehne ungefähr auf ihre ursprüngliche Länge gedehnt ist, zeigt sie wieder merkliche Elastizität, wenn auch in viel geringerem Maße als die unveränderte Sehne.

„Wenn man Bindegewebe in Säuren oder Alkalien quellen läßt, so lassen sich bekanntlich alle Veränderungen durch Neutralisation

wieder rückgängig machen, so daß in einem bestimmten Momente die Fibrillen fast so deutlich sind, wie vor der Quellung.“ Sehr merkwürdig ist die Wirkung einer konzentrierten Chlorcalciumlösung; während konzentrierte NaCl- oder Na_2SO_4-Lösung kaum eine erhebliche Schrumpfung einer Sehne bewirkt, tritt eine solche in $CaCl_2$-Lösung in enormen Grade auf; die Sehne verkürzt sich außerordentlich stark unter gleichzeitiger Verdickung und wird glasartig durchsichtig. W. Müller (l. c.) hat diese Wirkung mit dem noch zu besprechenden Schrumpfen der Sehnen in kochendem Wasser verglichen. Die Schrumpfung erfolgt aber in $CaCl_2$ nicht momentan wie in der Hitze, sondern ganz allmählich und die Verkürzung und Verdickung ist schließlich größer als bei Anwendung von kochendem Wasser. In einem Versuche von v. Ebner mit einer 55 mm langen Mäuseschwanzsehne verkürzte sich dieselbe in konzentrierter $CaCl_2$ auf 10 mm, was einer Verkürzung um 82 Proz. entspricht oder einer Verminderung der Länge auf 18 Proz. der ursprünglichen. Der Querdurchmesser hatte gleichzeitig um 300—400 Proz. zugenommen. Als die Sehne gespannt wurde, zeigte sie wieder eine undeutliche Längsstreifung. Den Einfluß chemischer Quellung und Schrumpfung auf die Länge und Dicke von aus Bindegewebsfasern bestehenden Darmsaiten hat Engelmann (26) festgestellt und in tabellarischer Form veröffentlicht.

Wie die eben erwähnte Veränderung der Sehnen in konzentrierter $CaCl_2$-Lösung zeigt, ist die Kontraktion der kollagenen Fibrillen, d. h. ihre Verkürzung unter entsprechender Verdickung durchaus nicht notwendig an Flüssigkeitsaufnahme von außen her gebunden, sondern sie kann auch noch in anderer Weise erfolgen, wofür namentlich die sogenannte thermische Quellung ein ausgezeichnetes Beispiel liefert. Bringt man eine Sehne in kochendes Wasser, so schrumpft sie, wie bekannt, momentan in der Längsrichtung zusammen, während sie sich gleichzeitig verdickt. Dabei wird sie durchscheinend und verliert ihre fibrilläre Streifung. Die Verkürzung beträgt bei den Schwanzsehnen der Maus etwa 73 Proz. der ursprünglichen Länge, während der Querdurchmesser beträchtlich zunimmt. Das Zusammenschnurren der Sehnen durch Hitze wurde zuerst von Rollett (137—139) genauer untersucht. Er stellte auch fest, daß sich bei diesem Vorgang das Gewicht der Sehne nicht änderte, und daß es sich daher nicht um eine Quellung unter Wasseraufnahme von außen handeln kann, obschon die Gestaltveränderungen darauf hinzudeuten scheinen. Mit dieser geht, wie bei der chemischen Quellung, ein Verschwinden der Faserstruktur Hand in Hand, aber nur dann, wenn die Sehne ungespannt erhitzt wird. „Man teile ein langes Sehnenstück, z. B. vom hochliegenden Fingerbeuger, in zwei Hälften. Die eine dieser Hälften verknüpfe man an ihren beiden Enden mit starkem Bindfaden und binde sie im ausgespannten Zustand über ein entsprechend langes Holzstück fest. Diese ganze Vorrichtung werfe man nun gleichzeitig mit der unausgespannten zweiten Hälfte der Sehne in kochendes Wasser, lasse beide 3 Minuten lang in demselben verweilen und trockne sie dann in der Luft. Untersucht man nun beide Sehnenstücke, so findet sich an der ausgespannt gekochten Sehne die Längsstreifung vollkommen erhalten, während an der zusammengeschrumpften Hälfte von derselben nichts zu sehen ist.“ (Rollett.)

Die genauesten Untersuchungen über thermische Quellung der Sehnen verdanken wir Engelmann, der dabei zu sehr bemerkens-

werten Resultaten gelangte, indem die zu beobachtenden Erscheinungen vielfache und sehr auffallende Aehnlichkeiten mit denen zeigen, welche man bei der Quellung und bei der physiologischen Kontraktion in den doppeltbrechenden Schichten der quergestreiften Muskelfasern findet. Er fand für das Studium der thermischen Quellung Violinsaiten, die bekanntlich aus parallelfaserigen, schwach spiralig um die Achse verlaufenden Bündeln fibrillären Bindegewebes (Darmserosa) bestehen, besonders geeignet. Sie zeichnen sich vor den meisten natürlich vorkommenden Objekten verwandter Art durch sehr regelmäßig zylindrischer Form und überall merklich gleiche Elastizität aus. Zur Bestimmung der Anfangstemperatur der thermischen Verkürzung hat sich schon Hermann (58) der graphischen Methode bedient. Er spannte einen möglichst dünnen Sehnenstreifen (vom Rinde) von 1—4 qmm Querschnitt und 8—10 cm Länge in Wasser aus, welches durch Einströmen von Dampf gleichmäßig und in beliebiger Geschwindigkeit erwärmt werden konnte. Die Sehne war schwach belastet und mit dem Schreibhebel eines Myographen verbunden, der auf einer berußten Fläche zeichnete. Es ergab sich, daß die Länge des Stranges bis 65° C vollkommen unverändert bleibt; „fast genau bei 65° beginnt eine mächtige Verkürzung, die sich bis etwa 75° vollendet, also innerhalb der Temperaturgrenzen verläuft, wo gewöhnlich Eiweiß zu koagulieren pflegt". Hermann war deshalb geneigt, die ganze Erscheinung als Folge einer solchen Hitzegerinnung aufzufassen. Allein Engelmann widerlegte diese Deutung, indem er auf eine Reihe von Tatsachen hinwies, welche mit derselben nicht vereinbar sind. Von diesen ist besonders hervorzuheben, daß einerseits Reagentien, welche Eiweiß fällen (Alkohol, schwere Metallsalze, Chromsäure), keine Sehnenverkürzung hervorrufen, während andererseits die Sehnenverkürzung auch in erwärmten Alkalilaugen, welche Eiweißkoagulation verhindern, stattfindet. Wie schon erwähnt, tritt die Verkürzung in Lösungen kaustischer Alkalien schon bei gewöhnlicher Temperatur ein. Sie ist im allgemeinen für eine bestimmte Temperatur um so bedeutender und erreicht ihr Maximum bei um so niedrigerer Temperatur, je stärker das Gewebe in der betreffenden Lösung quillt. Beispielsweise beobachtete Engelmann in Kalilösung von 15 Proz. bei 18° C eine allmähliche Verkürzung um 20 Proz., bei etwas über 30° C trat eine rasche Längsschrumpfung ein und bei 38° C war die Sehne maximal verkürzt (um 65 Proz.); die Verkürzung eines gleichen Sehnenstreifens in Kali von 5 Proz. erreichte bei ca. 18° C 10,5 Proz., bei 38° 12 Proz., bei 45° 45,5 Proz. der ursprünglichen Länge; in derselben Kalilösung rasch auf ca. 55° C erwärmt, verkürzte sich ein gleicher Sehnenstreif unter starker Quellung um 80,5 Proz.

Aehnliches beobachtet man bei Quellung in Essigsäure und verdünnter HCl: Die Verkürzung erreichte in Essigsäure von 7 Proz. bei 18° C 22,5 Proz., bei 56° (nach 10 Minuten) 40 Proz., bei 60° (binnen $^1/_4$ Stunde) 57,5 Proz., bei 75° 63,5 Proz., bei 100° 67 Proz.

Bei gleicher Belastung und gleichem Querschnitt hängt, wie die angeführten Beispiele zeigen, die Anfangstemperatur der thermischen Verkürzung ganz wesentlich von der Natur der Flüssigkeit ab, welche die Sehne durchtränkt. „Durch wasserentziehende Einflüsse, wie Trocknen, Behandeln mit Alkohol, konzentriertem Glyzerin, starker

Zuckerlösung, wird sie erhöht; durch Quellung befördernde Einflüsse wie Einwirkung von destilliertem Wasser, besonders aber von verdünnten Säuren und von kaustischen Alkalien herabgesetzt; ebenso — und es ist dies eine wichtige Analogie zwischen dem Einfluß der Wärme und der ‚chemischen‘ Quellung — durch Einwirkung höherer Temperaturen. Während sie im anfänglichen Zustand unter den normalen Quellungsbedingungen im nicht belasteten Zustande meist zwischen 40 und 70° C liegt, kann sie im ersteren Falle bis weit über 100° C steigen, im zweiten bis weit unter 15° C sinken. Ihre Höhe wächst ferner mit der Belastung: zur Entwicklung größerer verkürzender Kräfte werden also höhere Temperaturen erfordert. Der Betrag der Verkürzung (die mechanische Arbeit) wächst dementsprechend bis zu einer gewissen Grenze mit der absoluten Temperatur. Jedem bestimmten Temperaturgrad entspricht unter übrigens gleichen Umständen ein bestimmter Verkürzungsgrad.“

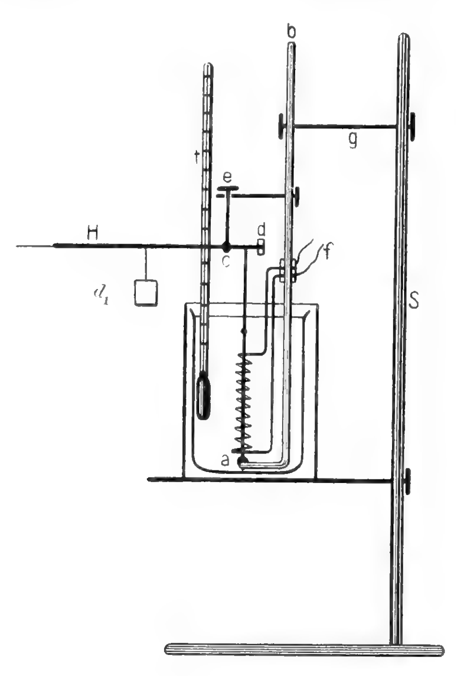


Fig. 251.

Die wichtigste Feststellung Engelmanns betrifft die Tatsache, daß die Wärmeverkürzung der Bindegewebsfasern ein reversibler Prozeß ist, indem bei der Abkühlung unter entgegengesetzter Aenderung der optischen und elastischen Eigenschaften eine Wiederverlängerung stattfindet, und zwar kann die anfängliche Länge vollkommen wieder erreicht werden. Engelmann konstruierte zu diesem Zwecke einen kleinen Apparat, der es ermöglichte, einer in Wasser versenkten Saite auf elektrischem Wege rasch Wärme zuzuführen und sie wieder abzukühlen.

Die beistehende Fig. 251 stellt schematisch vereinfacht den Apparat dar, dessen er sich bei seinen grundlegenden Versuchen mit Darmsaiten bediente. „Ein etwa 5 cm langes, in Wasser gequollenes Stück einer Violin-E-Saite wird mit einem Ende in einer Klemme am Ende (*a*) des kurzen umbiegsamen Armes eines stählernen Stabes (*ab*) befestigt, während das obere Ende der Saite mittels eines kurzen kräftigen Seidenfadens und eines Metallhakens an dem einen Arm des um die horizontale Achse (*c*) drehbaren Hebels (*H*) zieht. Mittels eines kleinen Laufgewichtes (*d*) und am längeren Arm anzuhängender Gewichte (d_1) oder auch durch eine gegen den Hebel wirkende Stahlfeder kann man der Saite jede gewünschte Spannung erteilen und durch Veränderung der Angriffspunkte alle Bedingungen zwischen reiner Isotonie einerseits und möglichst reiner Isometrie andererseits realisieren. Die Spitze des 25 cm langen leichten Aluminiumhebels spielt vor einem Kreisbogen oder kann auf

dem berußten Papier eines drehenden Zylinders zeichnen. Dicht um die Violinsaite, doch ohne sie zu berühren, läuft in etwa 15 Windungen eine 20 mm lange und 3 mm breite Spirale von dünnem Platindraht. Ihre Enden sind an dickere Kupferdrähte gelötet, welche durch Glasmäntel isoliert, nach zwei Klemmschrauben laufen, die in dem an der Stange (*ab*) verstellbaren Ebonitstück (*f*) sitzen und mit den Polen einer Batterie von zwei oder mehr größeren GROVEschen oder BUNSENschen Zellen verbunden werden können. Die Stange (*ab*), welche getragen wird von dem am Hauptstativ (*S*) verstellbaren massiven Arm (*g*), wird in ein kurzes, weites Reagenzglas versenkt, das bis oben mit Wasser gefüllt ist. In das Glas taucht ein Thermometer."

„Die Saite wird bei einer Spannung von 25—50 g zunächst mehrere Minuten lang beobachtet, bis keine weitere Senkung der Hebelspitze infolge der elastischen Nachwirkung erfolgt, danach die Temperatur im Gefäß im Lauf von etwa 5 Minuten bis auf etwa 40°, dann langsam weiter bis etwa 55° C erwärmt. Die Spitze des Hebels sinkt währenddem wenig oder bleibt unverändert stehen. Schließt man jetzt oder auch schon vorher den Strom der Batterie in der Spirale auf einige Sekunden, so steigt augenblicklich der Hebel mit ziemlich großer Geschwindigkeit in die Höhe, um nach Oeffnen des Stromes alsbald wieder zu sinken. Der Thermometer in der Röhre zeigt keine oder eine kaum merkbare Temperaturerhöhung an. . . . Ist die durch das erstmalige Schließen erzeugte Verkürzung mäßig, so sinkt nach Oeffnung des Stromes die Hebelspitze nicht oder nur wenig. Die Wiederverlängerung bei Abkühlung erfolgt dagegen sehr vollständig, wenn die Saite durch einmalige oder wiederholte stärkere Erwärmung in erheblichem Grade bleibend verkürzt und gequollen ist. Läßt man die Verkürzung auf einem mit mäßiger Geschwindigkeit rotierenden Zylinder aufschreiben, so erhält man dann Kurven, welche Kontraktionskurven von Muskeln zum Verwechseln ähnlich sind. Ein solches ‚Chordogramm' (Fig. 252) zeigt, wie eine echte Zuckungskurve 1) ein Stadium latenter Energie, dessen Dauer mit der Reizstärke (Stromstärke, Schließungsdauer) abnimmt, mit steigender Belastung und mit abnehmender Temperatur der Umgebung wächst; 2) ein Stadium steigender Energie, in dem die Verkürzung mit anfangs wachsender, dann abnehmender Geschwindigkeit erfolgt, um so steiler und zu um so höheren Werten, je stärker der Reiz und je geringer die Belastung und welches unmittelbar (ohne Plateau) übergeht in 3) das Stadium sinkender Energie, während dessen die Saite mit anfangs wachsender, später abnehmender Geschwindigkeit wieder erschlafft, um so schneller, je schneller die Abkühlung erfolgt und um so vollständiger, je größer innerhalb gewisser Grenzen die Belastung und je weniger ein bestimmter, oberhalb der Anfangstemperatur der Verkürzung gelegener Wärmegrad der Saite überschritten wird."

„Bei Einhaltung der angegebenen Grenzen kann man den Versuch beliebig oft mit demselben Erfolg an derselben Saite wiederholen und diese so in kurzer Zeit eine erhebliche mechanische Arbeit verrichten lassen. Ein Stück in Wasser gequollener E-Saite von 30 mm Länge und etwa 1 qmm Querschnitt kann beispielsweise beim Erwärmen bis auf etwa 75° ein Gewicht von mehr als 100 g 5 cm hoch heben oder bei verhinderter Verkürzung eine Spannung von über 300 g entwickeln. Bloß feuchte, nicht durch langes Liegen in Wasser verkürzte Saiten von 0,7 mm Querschnitt entwickelten beim Erwärmen auf 130° Kräfte von über 1000 g, also solche, welche die des stärksten menchlichen Muskels um mehr als das 14-fache übertreffen." (ENGELMANN.)

Es war schon früher davon die Rede, daß die thermische Sehnenkontraktion durchaus nicht an eine Wasseraufnahme von außen gebunden ist, denn sie erfolgt auch beim Erhitzen im Luft- oder Oelbad

oder über Quecksilber. Hier könnte höchstens aus den interfibrillären Spalten, bzw. aus der sie ausfüllenden Zwischensubstanz Flüssigkeit in die Fibrillen gedrungen sein. Jedenfalls findet aber, nach Engelmanns Ansicht, „hauptsächlich nur eine intrafibrilläre Umlagerung von Wasser und fester Substanz statt, wie auch das häufige Auftreten regelmäßig abwechselnder heller und dunkler Stellen bei der Quellung zu beweisen scheint. Die hierdurch hervorgebrachte Querstreifung kann unter Umständen selbst in nicht ungeübten Mikroskopikern den

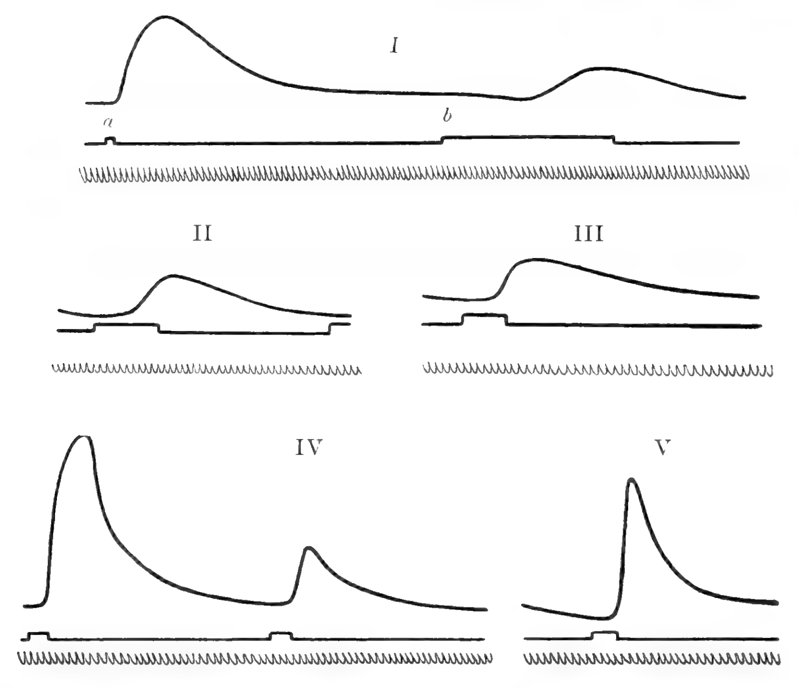


Fig. 252. „Chordogramme" (nach Engelmann) von einem 20 mm langen und 1,3 mm dicken Stück einer im Wasser gequollenen und bereits durch Erwärmen dauernd verkürzten Violin-E-Saite bei 50 g Belastung und 50maliger Hebelvergrößerung gezeichnet. Auf der mittleren Linie ist die Dauer der Stromschließung und damit die Erwärmung, auf der unteren die Zeit in Stimmgabelschwingungen von $^1/_2$ Sekunde verzeichnet. I Zeigt den verschiedenen Verlauf der Zuckung bei ungleich schneller Erwärmung bei *a* wird ein starker Strom sehr kurz, bei *b* ein schwacher Strom länger geschlossen. II und III Einfluß der Temperatur der Flüssigkeit während der Reizung. Zuckungen infolge Schließung desselben starken Stromes in II bei 36°, III bei 45° C. In II langsamerer Anstieg, aber steilerer Abfall als in III. Trotz kürzerer Schließungsdauer des Stromes im letzteren Falle. IV Erwärmung in Luft durch stärkeren und schwächeren Strom. Beschleunigte Abkühlung durch Luftstrom von Zimmertemperatur (18° C). V Ebenso. Nur noch schnellere Abkühlung.

Glauben erwecken, man habe es mit quergestreifter Muskelsubstanz zu tun." (Engelmann, 1873.) Später ist Engelmann auf die Frage nach dem eigentlichen Wesen der thermischen Sehnenverkürzung nicht wieder eingegangen und auch sonst hat meines Wissens der Vorgang nicht die verdiente Beachtung gefunden.

Die Annahme einer intrafibrillären Wasserverschiebung, die Engelmann wohl hauptsächlich mit Rücksicht auf seine Theorie der

Muskelkontraktion machte, derzufolge die anisotropen Schichten der quergestreiften Fibrillen auf Kosten des Wassergehaltes der isotropen Schichten quellen sollten, bietet dem Verständnis nicht unerhebliche Schwierigkeiten; denn sie setzt entweder eine ähnliche Differenzierung der Fibrillen voraus, derart, daß gewisse Abschnitte auf Kosten anderer quellen, wofür die eben erwähnte Bemerkung Engelmanns über die Entwicklung einer Art von Querbänderung an gequollenen Sehnen geltend gemacht werden könnte (wie v. Ebner bemerkt, ist eine durch Hitze verkürzte Sehne keineswegs drehrund, sondern „von varikösem Aussehen"), oder man müßte sich mit Engelmann jede Sehnenfaser aus gestreckten (stäbchenförmigen) Teilchen zusammengesetzt denken, welche nach Art der Micellen Nägelis von Wasserhüllen umgeben wären, auf deren Kosten sie bei Erwärmung quellen und sich dann der Kugelform nähern. Dann ließe sich aber freilich ebensogut denken, daß jede Fibrille als Ganzes Wasser aus der interfibrillären Substanz aufnimmt.

Wie dem aber auch sein mag, jedenfalls wird bei der thermischen Verkürzung der kollagenen Bindegewebsfasern das erforderliche Quellungswasser der Substanz der Sehne selbst entnommen. Handelt es sich bei der Muskelkontraktion um einen reversiblen Quellungsvorgang — und es dürfte wohl kaum noch ein Zweifel darüber bestehen können — dann liefert die thermische, ebenfalls reversible Verkürzung der Bindegewebsfasern eine höchst interessante Analogie hierzu, auch wenn man von der Auffassung Engelmanns ganz absieht, wonach es sich nicht nur um eine Analogie, sondern um völlige Uebereinstimmung in beiden Fällen handeln sollte, indem Wärme hier wie dort die Veranlassung zur Quellung gäbe.

Noch viel bedeutungsvoller wird diese Analogie, wenn man die Uebereinstimmung im optischen Verhalten mit in Betracht zieht. Wie W. Müller (121) gezeigt hat, sind die Fasern des kollagenen Bindegewebes wie die Muskel- und Chitinfibrillen positiv einachsig doppeltbrechend, derart, daß die optische Achse der Richtung der Fibrillen entspricht. Bringt man eine dünne Sehne (Froschzehen, Mäuseschwanz) unter das Polarisationsmikroskop, so macht sich die Doppelbrechung an den weniger durchsichtigen Stellen nur in Form einer Erhellung des Sehfeldes meist in gelblich-matter Färbung geltend, dagegen treten an durchsichtigeren Partien höhere Farben des Newtonschen Ringsystemes auf. Stets ist die Färbung am hellsten bei einer Neigung der Sehne von 45° gegen die Schwingungsebenen der Nicols, verschwindet dagegen in den 4 Azimuten, in welchen die Längsrichtung der Sehne und die Polarisationsebenen der Nicols zusammenfallen. „Noch deutlicher tritt die Erscheinung hervor, wenn man eine solche Sehne eintrocknen läßt. Sie wird dabei viel durchsichtiger; die Doppelbrechung tritt dann allenthalben in ausgezeichneter Weise hervor, jedoch bemerkt man, daß hierbei die ursprünglich an den mehr durchsichtigen Stellen vorhandenen Färbungen sich nicht bedeutend ändern, höchstens um wenige Grade in der Newtonschen Ringskala aufwärts rücken. Auch durch Einlegen in Weingeist wird die Doppelbrechung des frischen Bindegewebes nicht wesentlich geändert. Entwässert man eine Sehne mit Alkohol und Aether und macht sie hierauf mit Terpentin durchsichtig, so erhält man immer noch annähernd die Farben der Newtonschen Ringsysteme höherer Ordnung wie an frischen Präparaten. . . . Fertigt man durch eine

Sehne dünne Schnitte senkrecht zum Faserverlauf an, so erhält man die bekannte eigentümliche Zeichnung des Querschnittes in Form der einzelnen von Bindegewebszügen umflochtenen Bündel mit sternförmigen Lücken und den punktförmigen Fibrillenquerschnitten. Man sieht dann auch hier an den umhüllenden Bindegewebszügen ausgezeichnete Doppelbrechung; die Substanz der Bündel selbst aber zeigt teils geringe Erhellung des Sehfeldes, teils bleiben sie vollkommen dunkel, ohne daß die Helligkeit bei der Drehung um 360° sich merklich änderte. Untersucht man nun näher, so findet man, daß das letztere an den Bündeln der Fall ist, an welchen wir die sternförmigen Figuren und die Fibrillenquerschnitte am deutlichsten wahrnehmen, während an den übrigen die Erhellung des Sehfeldes um so „beträchtlicher ausfällt, je mehr der Schnitt eine schiefe Richtung genommen hat.“ Die Fasern sind also positiv einachsig doppeltbrechend wie die Chitinfibrillen.

Daraus erklärt sich nun ohne weiteres die Tatsache, daß ein in passender Richtung durch die so regelmäßig geschichtete Cutis der Selachier (vgl. oben p. 936) geführter Schnitt zwischen gekreuzten Nicols ganz das gleiche zierliche Bild heller und dunkler Streifen bietet, wie etwa ein entsprechender Schnitt durch die Cuticula der Gordiiden, Lamellicornier oder Crustaceen; denn hier wie dort verlaufen die Fasern in benachbarten Schichten gekreuzt.

Das Doppelbrechungsvermögen der leimgebenden Fibrillen bleibt, wie W. Müller fand, beim Gerben sowie bei Härtung in Blei- und Quecksilbersalzen ziemlich unverändert, geht aber auffallenderweise bei Behandlung mit Chromsäure vollständig verloren, obwohl das Gewebe dabei seine Struktur in ausgezeichneter Weise beibehält. Eine sehr beträchtliche Verminderung der Doppelbrechung bringt die Quellung in verdünnten Säuren hervor. An kleineren Sehnenbündeln sah Müller die Farbe vom Purpur an der Grenze des ersten Ringes bis zum matten Weiß am Anfang desselben zurückgehen; an den dünnen Beugesehnen der Froschzehen ist dies noch beträchtlicher, es gelingt hier nach $^1/_2$-stündiger Einwirkung verdünnter Essigsäure die Farbe vom Rot III. Ordnung bis zum Weiß und an dickeren Stellen zum Gelb I. Ordnung zurückgehen zu sehen. Setzt man zu einem solchen gequollenen Sehnenstück Ammoniak, so erhält, wie schon erwähnt, das Gewebe seine fibrilläre Beschaffenheit wieder. Verfolgt man diesen Vorgang unter dem Polarisationsmikroskop, so sieht man sukzessive von den Rändern her mit der wiederkehrenden Faserung die Farben höher und höher steigen, während die Sehne sich gleichzeitig verschmälert und verlängert und es genügt, wenn bei der Wiederherstellung des fibrillären Gefüges die Substanz etwas undurchsichtiger geworden ist, mit einem Tropfen Glyzerin die Durchsichtigkeit wiederherzustellen, um die ursprüngliche Färbung allerorts wieder zu beobachten (W. Müller).

Besonders schön gelingt ein solcher Neutralisationsversuch nach v. Ebner, wenn man zwei dünne Sehnenstücke dicht aneinander legt und nun das Reagens einwirken läßt. „Dasselbe dringt dann an beiden Stücken von außen gegen die Berührungslinie vor, so daß man dann gleichzeitig je die eine Hälfte im gequollenen, die andere im unge-

quollenen Zustande sieht. In einem Versuche zeigten die zwei Sehnenstückchen über der Gipsplatte Rot I. Ordnung, in der Additionslage Rot II. Ordnung. Durch Essigsäure sank die Farbe auf Grünlichgelb II. Ordnung. Wurde nun NaOH-Lauge zugesetzt, so stieg die Farbe rasch auf Rot II. Ordnung, um gleich darauf wieder zu sinken. In einem Momente erschienen die äußeren Hälften der Sehnenstückchen in Rot II. Ordnung, die inneren grünlich-gelb."

Später hat dann V. v. Ebner den Einfluß verschiedener Umstände auf das optische Verhalten der Sehnenfasern eingehend geprüft und namentlich auch Dehnungsversuche angestellt. An den hierzu besonders geeigneten dünnen Sehnen des Mäuseschwanzes ließ sich eine Verstärkung der Doppelbrechung bei der Dehnung leicht nachweisen. Diese Sehnen, deren Durchmesser zwischen 0,08—0,12 mm schwankt, geben zwischen gekreuzten Nicols ohne Gipsplatte meist schon Gelb bis Rot I. Ordnung. Die Verstärkung der Doppelbrechung ist bei einer Dicke der Sehne von etwa 0,1 mm schon deutlich wahrnehmbar bei einer Verlängerung, welche weniger als 1 Proz. der ursprünglichen Länge beträgt. Die zuerst auftretende Interferenzfarbe ist immer die nächsthöhere zu der ursprünglich vorhandenen. Die folgende Tabelle möge als Beispiel solcher Dehnungsversuche dienen:

Versuch	Länge in Millimetern	Dicke in Millimetern	Belastung in Gramm	Farbe (ohne Gipsplatte)
1	25,0	0,10	2	Braungelb I. Ordnung
	25,3	—	22	Orange I. „
	25,5	—	32	Violett II. „
	25,8	0,09	42	Blau II. „
2	41,0	0,106	2	Purpur II. Ordnung
	41,3	—	12	Himmelblau II. „
3	41,4	0,097	2	Orange I. Ordnung
	41,5	—	5	Rot I. „
	41,6	—	12	Purpur II. „
	41,7	—	19	Violett II. „
	42,5	—	37	Himmelblau II. „
	43,0	—	41	Hellhimmelblau II. „

Wie schon W. Müller (l. c.) fand, nimmt das Doppelbrechungsvermögen einer Sehne auch bei thermischer Quellung (oder in Chlorcalciumlösung) sehr bedeutend ab, was auch v. Ebner bestätigte. „Werden trockene Sehnen einer Temperatur von 100—120° ausgesetzt, so wird ihre Molekularstruktur anscheinend nicht wesentlich geändert. Es zeigen solche Sehnen nach dem Wiederbefeuchten genau dieselben Erscheinungen, wie einfach getrocknete und wieder befeuchtete Sehnen. Es lassen sich an den trocken erhitzten Sehnen noch dieselben Imbibitions- und Quellungserscheinungen und die denselben entsprechenden Polarisationserscheinungen wie an frischen Sehnen beobachten. Diese Tatsachen haben eine gewisse Gemeinsamkeit mit der vielfältig gemachten Beobachtung, daß organisierte Körper im trockenen Zustand ohne Schaden bedeutende Temperaturschwankungen ertragen, ja daß selbst Protoplasmamassen in trockenem Zustande Temperaturen bis über 100° ausgesetzt werden können, ohne ihre Lebensfähigkeit einzubüßen, während sie in feuchtem Zustand bei derselben Temperatur rasch desorganisiert werden. Untersucht man die trockenen Sehnen,

während sie noch eine hohe Temperatur haben, mit dem Polarisationsapparat, so überzeugt man sich, daß ihre Doppelbrechung durch die Erwärmung gestiegen ist. Die gesteigerte Doppelbrechung bleibt durch einige Zeit, bis zu $^1/_4$ Stunde und länger erhalten, nachdem der Objektträger aus dem Luftbade, in welchem er erwärmt wurde, entfernt ist. . . . Erwärmt man eine trockene Sehne in steifem Kanadabalsam, so bleibt die durch die Erwärmung gesteigerte Doppelbrechung dauernd erhalten. Die dauernde Erhöhung der Doppelbrechung scheint darauf zu beruhen, daß der Balsam erstarrt, ehe die verstärkte Doppelbrechung in der Sehne merklich absinken kann. Reines Terpentinöl bringt an der trockenen Sehne ein deutliches Sinken der Interferenzfarbe hervor, welches aber erst nach einiger Zeit bemerkbar ist. So zeigte eine getrocknete Sehne Strohgelb I. Ordnung (Komplementfarbe Dunkel-Indigo), nach mehreren Minuten war die Farbe auf Weiß (Komplement Dunkel-Purpur) und nach $^1/_2$ Stunde auf Bläulichweiß (Komplement Dunkelbraun) gesunken. Durch konzentriertes Glyzerin wird die Interferenzfarbe einer trockenen Sehne merklich erhöht, diejenige einer feuchten dagegen erniedrigt.“ (v. Ebner.)

Höchst bemerkenswert ist die Tatsache, daß, wie v. Ebner (20) fand, die optische Reaktion der Bindegewebsfibrillen durch Phenole umgekehrt wird, indem die positive Doppelbrechung in negative umschlägt. Es fiel ihm dies zuerst bei Untersuchung von Querschnitten der Faserscheide der Chorda auf, die sich normalerweise wie ein doppeltbrechendes Haverssches Lamellensystem eines Knochenquerschnittes verhalten, aber „eine totale Umkehrung der Doppelbrechung erleiden, wenn die in Alkohol liegenden Schnitte in Nelkenöl aufgehellt werden“. In beiden Fällen macht sich dies bei Benutzung eines Gipsplättchens Rot I. Ordnung unmittelbar bemerkbar, indem die Quadranten, welche zuerst in steigender Farbe blau gefärbt erscheinen, nach der Aufhellung in sinkender Farbe gelb und die vorher gelben Quadranten in steigender Farbe blau gefärbt sind. Ein entsprechendes Verhalten zeigten alle typischen leimgebenden Bindesubstanzen (Sehnen, Cutis, Sclera, Cornea, Rippenknorpel, Knochen) sowie bemerkenswerterweise auch Chitinfasern. „Chitinsehnen aus dem Oberschenkel einer Heuschrecke zeigen in Alkohol schwache positive Doppelbrechung, durch Karbolsäure kehrt sich die Doppelbrechung in eine deutlich negative um.“ Außer Karbolsäure (Benzophenol C_6H_5OH) wirken noch eine ganze Reihe anderer Phenole in ähnlicher Weise (auch die Wirkung des rektifizierten, schweren Nelkenöls ist auf das hauptsächlich darin enthaltene Eugenol, $C_6H_3C_3H_5OCH_3OH$, zurückzuführen). „Vor allem sind es einwertige Phenole (Benzophenol, Trinitrophenol, Metakresol, Metaxylenol), welche energische negative Doppelbrechung bewirken, während von den drei typischen Dioxybenzolen nur die Ortho- und Metaverbindung, nicht aber die Paraverbindung stark wirksam sind. Von den drei einfachen Trioxybenzolen wurden nur zwei untersucht, die beide sich wenig wirksam erwiesen. Von den drei Oxybenzoësäuren wirkt die Paraverbindung am stärksten, etwas weniger die Meta- und fast gar nicht die Orthoverbindung. Außer Phenolen und Phenolsäuren erwiesen sich auch Oele, welche Aldehyde enthalten (Benzaldehyd im Bittermandelöl, Zimmtaldehyd in Zimmtöl) als sehr wirksam. Unwirksam oder nur in geringem Grade die positive

Doppelbrechung vermindernd sind Hippursäure, Thymol, Naphthol, Alizarin, Diphenylamin, Phenylhydrazin, Nitrobenzol, die Kohlenwasserstoffe (Benzol, Toluol, Xylole, Terpene, Naphthalin). Unter den stark wirksamen Verbindungen finden sich nur Phenole, Phenolsäuren und Aldehyde.

Es ist bisher nicht gelungen, eine befriedigende Erklärung dieser eigenartigen Umkehr des optischen Verhaltens der Bindegewebs- und Chitinfasern zu geben. Daß es sich nicht um eine tiefgreifende chemische Umwandlung der Substanz handelt, geht überzeugend aus dem Umstande hervor, daß durch Auswaschen mit Alkohol sich der ursprüngliche normale Zustand in vielen Fällen (z. B. bei Behandlung mit rektifiziertem Nelkenöl) ohne jede Aenderung wiederherstellen läßt. Doch gilt dies nicht für alle Reagentien; konzentriertes Benzophenol, Resorcin z. B. bewirken eine bleibende Veränderung der leimgebenden Fibrillen durch Quellung und das Maß der positiven Doppelbrechung, das vorher bestand, läßt sich durch Auswaschen nicht mehr herstellen. Erinnert man sich der früher (vgl. p. 369 u. 377 f.) besprochenen Erfahrungen über den Einfluß der Einlagerung kleinster kristallinischer Teilchen in die pflanzliche Zellhaut auf deren optische Eigenschaften, so liegt der Gedanke sehr nahe, die in Rede stehende Wirkung in ähnlicher Weise zu deuten und anzunehmen, daß sich entweder ultramikroskopische Kriställchen der betreffenden Substanzen selbst oder irgendwelcher Verbindungen derselben von optisch negativem Charakter in Abhängigkeit von der Struktur der Fasern gleichmäßig orientiert ausscheiden. v. Ebner glaubt jedoch eine derartige Annahme völlig von der Hand weisen zu dürfen, indem er auf gewisse Erscheinungen beim Erwärmen hinweist, die allerdings auf den ersten Blick eher zugunsten derselben zu sprechen scheinen.

Wie früher (vgl. p. 377) erwähnt wurde, hat Ambronn seinerzeit aus der Tatsache, daß bei gewissen pflanzlichen Cuticularbildungen und bei Kork die Doppelbrechung durch Erwärmen schwindet und beim Erkalten wiederkehrt, auf das Vorhandensein von Kristallen, welche schmelzen und sich wieder auscheiden, geschlossen. Nun findet etwas ganz Aehnliches auch in unserem Falle statt, indem beim Erwärmen die negative Doppelbrechung phenolisierten Bindegewebes in die frühere positive übergeht, um beim Erkalten wieder negativ zu werden. v. Ebner erblickt aber in dem Umstande, daß der Umschlag hier nicht an eine bestimmte Temperatur geknüpft ist, sondern sich ganz allmählich entwickelt, einen, wie er meint, entscheidenden Gegengrund; denn „Kristalle haben einen bestimmten Schmelzpunkt. Es müßte also eine bestimmte Temperatur gefunden werden, bei welcher die von Kristallen herrührende Doppelbrechung plötzlich verschwindet und unterhalb welcher sie plötzlich (mit entgegengesetzten Zeichen) wieder auftritt.“ „Eine andere Reihe von Erfahrungen, welche ebenfalls mit der Kristallhypothese nicht in Einklang stehen, ergeben nach v. Ebner Versuche mit Verdünnung der negative Doppelbrechung hervorrufenden Reagentien. Man macht mit allen diesen Reagentien die Erfahrung, daß sie, in möglichst konzentrierter Lösung angewendet, die stärkste negative Doppelbrechung hervorrufen. Verdünnt man die Lösung, so wirken sie weniger und es kommt dann ein Maß der Verdünnung, bei welchem das Präparat fast isotrop wird, d. h. neben schwach positiv

und schwach negativ doppeltbrechend wirkenden Stellen kommen auch zahlreiche unwirksame vor, die diese Unwirksamkeit nicht dem Umstande verdanken, daß der Schnitt senkrecht zur optischen Achse der Fasern geführt ist, und endlich kommt bei weiterer Verdünnung erst schwache, dann bei noch weiterer Verdünnung stärkere positive Doppelbrechung zur Beobachtung.“ v. Ebner kommt schließlich zu der Vorstellung, „daß es sich um molekulare Spannungen handle, welche die imbibierte Flüssigkeit in dem Gewebe (den Fasern) hervorruft, und zwar Spannungen, welche den in den natürlichen Geweben vorhandenen entgegengesetzt sind und dieselben in Beziehung auf die Doppelbrechung überkompensieren“. Ich muß gestehen, daß mir diese Annahme erst recht unannehmbar erscheint und verweise in dieser Beziehung auf den Abschnitt über die Polarisationserscheinungen der pflanzlichen Zellhaut. Jedenfalls bedarf die ganze Frage erneuter Untersuchung. Man könnte wohl auch an die Bildung einer leicht dissociablen Verbindung innerhalb der Fasern denken, wobei dann die oben hervorgehobenen Schwierigkeiten nicht oder doch nicht in gleichem Maße in Betracht kommen würden.



Fig. 253. Teil eines Längsschnittes durch das Diaphragma von Kaninchen. Uebergang von Muskel- in Sehnenfibrillen. (Nach Loginow.)

Engelmann (27) hatte seinerzeit den folgenden Satz aufgestellt: „Kontraktilität, wo und in welcher Form sie auftreten möge, ist gebunden an die Gegenwart doppeltbrechender positiv einachsiger Teilchen, deren optische Achse mit der Richtung der Verkürzung zusammenfällt.“ Er weist dann gleichzeitig auf die Uebereinstimmung hin, welche zwischen kontraktilen und nichtkontraktilen einachsig positiven Gewebselementen (Bindegewebsfasern, Zellhäuten, Cuticulae) insofern besteht, als beide sich bei Imbibition in der Richtung der optischen Achse zu verkürzen streben oder doch senkrecht zur Achse viel bedeutender quellen als parallel zu derselben, eine Eigenschaft, welche ihnen übrigens sehr nahestehenden, aber nicht deutlich doppeltbrechenden Gewebselementen, z. B. den elastischen Fasern, abgeht. Da spätere Untersuchungen Engelmanns dann zu der Entdeckung der Umkehrbarkeit der durch thermische Quellung bedingten Verkürzung der Sehnenfasern geführt hatten, so war die Uebereinstimmung der vitalen Kontraktionserscheinungen des Muskels und der thermischen Quellung der kollagenen Fibrillen eine so große geworden, daß Engelmann kein Bedenken trug, die beiden Erscheinungen völlig zu parallelisieren. Wenn sich nun diese Theorie auch als nicht haltbar erwies, wenigstens nicht in dem Sinne, daß man einen Muskel als eine thermodynamische Maschine auffassen dürfte, so bleibt doch die Tatsache bestehen, daß es sich in beiden Fällen um Verkürzung resp. Wiederverlängerung durch Quel-

lung resp. Entquellung, also kurz gesagt, durch Wasserverschiebung handelt, wenn auch die Ursachen ganz verschiedene sind (im einen Falle Wärme, im anderen wahrscheinlich Reaktionsänderungen).

Es ist von diesem Gesichtspunkt aus höchst bemerkenswert, daß, wie neuere Untersuchungen zweifellos erwiesen haben, die Sehnenfibrillen sich direkt in Muskelfibrillen fortsetzen. Die Frage, wie Muskel und Sehne miteinander verbunden sind, hat schon viele Autoren beschäftigt und wurde sehr verschieden beantwortet. Während die einen die Ansicht vertraten, daß die Muskelsubstanz mit der Sehne nur verkittet sei, behaupteten die anderen ebenso bestimmt einen direkten Uebergang. Als Vertreter dieser letzteren Lehre sind namentlich A. Fick, Golgi und O. Schultze zu nennen (vergl. die Literaturangaben in der Arbeit von Loginow, 102). Loginow, ein Schüler Schultzes, hat durch seine vortreffliche Untersuchung wohl endgültig die Entscheidung zugunsten der Kontinuitätslehre getroffen (Fig. 253).

C. Chemie des Bindegewebes.

Da sich die chemische Untersuchung der Bindesubstanzen bis jetzt fast ausschließlich auf das fibrilläre, leimgebende Gewebe der höheren Wirbeltiere beschränkt hat, so sollen die betreffenden Tatsachen auch hier den Ausgangspunkt der vorliegenden Besprechung bilden. Es werden so die Unterschiede gegenüber anderen Formen von Bindesubstanzen, soweit solche überhaupt bekannt sind, am besten hervortreten.

Wenn wir zunächst von den Zellen absehen und daher auch das retikuläre Bindegewebe vorerst unberücksichtigt lassen, so finden sich als sichtbar verschiedene Bestandteile fast immer Fasern (Fibrillen) und eine interfibrilläre (Zwischen-)Substanz. Während diese im embryonalen Zustande meist in sehr reichlicher Menge vorhanden ist und dann dem Gewebe seinen besonderen Charakter als Schleim- oder Gallertgewebe aufprägt, tritt sie im vollentwickelten Bindegewebe der Wirbeltiere meist sehr gegen die Fibrillen zurück und läßt sich dann oft histologisch kaum nachweisen, dagegen gelingt es auf chemischen Wege immer leicht, die Fibrillen durch Auflösung der verkittenden Substanz völlig voneinander zu isolieren. Ein solches Lösungsmittel besitzt man, wie Rollett (137—139) gezeigt hat, im Kalk- oder Barytwasser. Das Kalkwasser, in welchem möglichst gleichartiges fibrilläres Bindegewebe, wie etwa gereinigte Sehnen jene Lockerung des Zusammenhanges erlitten haben, enthält dann einen Körper, der durch Essigsäure daraus in Form weißer, sich später zu Flocken sammelnder Körnchen gefällt werden kann. Es ist dies auch noch dann der Fall, wenn man dem Bindegewebe vor der Behandlung mit Kalkwasser gewisse in Wasser lösliche Eiweißkörper möglichst entzogen hat. Der Körper, welcher in das Kalkwasser übergeht und daraus wieder gewonnen werden kann, stimmt in seinen Eigenschaften mit dem Mucin überein. Je reichlicher interfibrilläre Substanz entwickelt ist, desto mehr werden die Eigenschaften des Gewebes durch jene des Mucins (resp. mukoïder Substanzen) bedingt (Gallertgewebe, Whartonsche Sulze). Je mehr dagegen die Fibrillen überwiegen,

desto mehr sind diese für die sonstigen Eigenschaften des Gewebes verantwortlich (Sehnen, Bänder). Es ist aber wohl kaum anzunehmen, daß letzterenfalls Mucin als solches allein die Kittsubstanz bildet. Eingehendere Untersuchungen über das Sehnenmucin liegen von Loebisch (101) vor. Seine Eigenschaften sind im allgemeinen dieselben, wie die der übrigen echten Mucine. Es besitzt wie diese sauren Charakter und ist in reinem Wasser unlöslich, löst sich aber darin zu einer neutralen Flüssigkeit bei Gegenwart von sehr wenig Alkali; die Lösung besitzt schleimige fadenziehende Beschaffenheit und gerinnt nicht beim Kochen. Durch sehr wenig Mineralsäure (HCl) oder durch Essigsäure werden die Mucinlösungen bei Abwesenheit von Salzen vollständig gefällt, und diese Fällung ist in Ueberschuß der Essigsäure unlöslich. Von den Fällungsmitteln der Eiweißstoffe sind gegen Mucinlösungen unwirksam: HNO_3, Essigsäure und Ferrocyankalium (falls die Essigsäure in salzarmen Lösungen nicht an und für sich schon Fällung bewirkt). Dagegen entstehen Mucinniederschläge durch alle übrigen Fällungsreagentien (schwere Metallsalze, Gerbsäure, Alkohol bei Gegenwart von Salzen). Durch längeres Kochen mit verdünnten Mineralsäuren (2-proz. HCl) oder durch kurze Einwirkung gespannter Wasserdämpfe werden die Mucine zersetzt. Es entstehen auf der einen Seite Aminosäuren und Peptone, auf der anderen Seite aber reduzierende Substanzen vom Charakter der Kohlehydrate, über welche namentlich die Arbeiten von Fr. Müller und seinen Schülern Licht verbreitet haben (120). Als einer der ersten hat Eichwald (23) unter den Zersetzungsprodukten des Mucins der Weinbergschnecke beim Kochen mit Mineralsäuren eine reduzierte Substanz gefunden, die „höchstwahrscheinlich Traubenzucker wäre“, eine Ansicht, die vorher auch schon Rollett (l. c.) geäußert hatte; Loebisch glaubte sogar dem „Zucker“ die Formel ($C_6H_{12}O_6$) beilegen zu dürfen. Durch Einwirkung von Alkalien hatte man aus dem Mucin mehrfach Gemenge von dextrinartigen, aber immer N-haltigen Körpern erhalten („tierisches Gummi“ Landwehrs, 88), die zwar nicht selbst reduzierten, wohl aber beim Kochen bis zu 82 Proz. ihres Gewichtes an reduzierender Substanz lieferten. Es ist noch bemerkenswert, daß diese „Dextrinoïde“ die Ehrlichsche Diaminobenzaldehyd-Reaktion geben. [2—5 Proz. des Aldehyds werden in Normalsalzsäure gelöst; einige Tropfen der Lösung geben mit Dextrinoïden sofort oder nach kurzem Erwärmen eine karminrote Färbung.] Die Mucine selbst geben die Reaktion nicht, wohl aber immer, wenn sie vorher mit etwas Alkalilauge erwärmt wurden (Fr. Müller, l. c.). Fr. Müller ist es schließlich gelungen, einwandfrei nachzuweisen, daß das reduzierende Spaltungsprodukt die Zusammensetzung eines Aminozuckers hat, der von ihm anfangs als Mukosamin bezeichnet, aber bald als Glukosamin erkannt wurde, als dasselbe Glukosamin, welches sich auch am Aufbau der Zellhaut der Pilze, des Chitins und der Knorpelgrundsubstanz beteiligt. Zur Darstellung wurde Mucin aus Sputum nach Entfernung der Eiweißkörper mit HCl zersetzt, der Rückstand benzoyliert, wobei Gemische verschiedener Benzoylester des Glukosamins entstanden und dann aus diesen das salzsaure Salz der Base isoliert. Mit dem Glukosamin gleichzeitig entstehen Ameisen- und Essigsäure. „Da nun Pentazetylglukosamin nach dem Erwärmen mit Alkalien die Ehrlichsche Reaktion gibt —

Glykosamin gibt sie nicht — so ist es möglich, daß auch im Mucin die glykosaminbildende Gruppe acetyliert war. Mit Rücksicht auf die später zu erwähnende Chondroitinschwefelsäure ist es bemerkenswert, daß auch bei der hydrolytischen Spaltung von Mucin ein Teil des Schwefels als Schwefelsäure frei werden kann. Es ist die Frage, ob auch hier wie dort in dem Molekül Aetherschwefelsäureradikale enthalten sind." (RÖHMANN.) Als elementare Zusammensetzung des Sehnenmucins gibt LOEBISCH (l. c.) folgende Werte an:

C . . . 48,30
H . . . 6,44
N . . . 11,75
S . . . 0,81
O . . . 32,70

Nach W. D. CUTTER und W. J. GIES kommt dem Mucin aus der Achillessehne vom Rind, dessen Einheitlichkeit sie übrigens bezweifeln, ein viel größerer S-Gehalt zu:

C . . . 48,04
H . . . 6,67
N . . . 12,47
S . . . 2,20
O . . . 30,62

Ueber den mucinartigen Bestandteil der Corneagrundsubstanz besitzen wir Angaben von MÖRNER (115). Durch Extrahieren der zerkleinerten Masse mit 0,2-proz. Kalilauge oder NH_3 und Fällen mit Essigsäure wurde das „Corneamukoïd" in reichlicher Menge als weiße, zunächst feinflockige Masse gewonnen. Die Fällung wurde in sehr verdünntem Alkali gelöst und abermals mit Säure gefällt, um dann schließlich in destilliertem Wasser mit ganz geringem Alkalizusatz wieder gelöst zu werden. Die klare, neutral reagierende Lösung war nicht fadenziehend und gab alle charakteristischen Mucinreaktionen. Die elementare Zusammensetzung ergab die folgenden Mittelwerte:

C . . . 50,16
H . . . 6,97
N . . . 12,79
S . . . 2,07
O . . . 28,01

Den hohen S-Gehalt hält MÖRNER für besonders charakteristisch, indessen scheint er nach den Erfahrungen von CUTTER und GIES (s. oben) beim Sehnenmucin nicht geringer zu sein. MÖRNER erwähnt ausdrücklich, daß „kein Teil des S des Corneamukoïds durch Kochen mit einer Mineralsäure abgespalten werden kann, d. h. sich in Aetherschwefelsäurebindung befindet". Es ist diese Tatsache beachtenswert, denn sie beweist auf das schlagendste, daß die Ansicht JOHANNES MÜLLERS und auch späterer Untersucher, wonach die Grundsubstanz der Cornea mit der des Knorpels identisch wäre, unzutreffend ist, denn im „Chondromukoïd", von dem später zu handeln sein wird, befinden sich fast $^3/_4$ des Schwefels in Aetherschwefelsäurebindung.

Für embryonales (gallertiges) Bindegewebe verfügen wir zurzeit nur über einige Angaben die WHARTONsche Sulze des Nabelstranges

betreffend. Nach Hammarsten steht das Mucin desselben hinsichtlich seiner Zusammensetzung den einfachen Eiweißstoffen näher. Die Analysen ergaben im Mittel:

C . . .	51,3
H . . .	6,6
N . . .	14,1
S . . .	1,0
O . . .	25,2

Ueber die Zusammensetzung der schleimigen Zwischensubstanzen im Gallertgewebe wirbelloser Tiere liegen kaum noch Untersuchungen vor. Krukenberg (80, 81) hatte seinerzeit die Grundsubstanz der zu den Gallertschwämmen zählenden *Chondrosia reniformis* als ein kohlehydratreiches „Hyalogen" bezeichnet. Nach Pepsinverdauung und Erschöpfung der *Chondrosia*-Scheiben mit kochendem Wasser, Alkohol und Aether, behauptet er, derselben durch Natronlauge von 5 Proz. ein nach Neutralisation mit Alkohol fällbares „Hyalin" entzogen zu haben, aus dem nach Zerkochen mit verdünntem H_2SO_4 „reichliche Mengen eines gut kristallisierenden Zuckers erhalten wurden, der, frisch dargestellt, mit Hefe nicht gärte, sich aber nach 12 Monate langer Aufbewahrung durch Hefe leicht in Gärung versetzen ließ". Die Versuche von v. Fürth (39) ergaben, daß die Annahme Krukenbergs, es handle sich hier um einen besonders zuckerreichen Eiweißkörper, eine ganz willkürliche war. Er fand die Menge des aus der Grundsubstanz der *Chondrosia* durch HCl (4-proz.) abspaltbaren Zuckers nur entsprechend 5,6 Proz. des Ausgangsmateriales. Die Analyse eines Benzoylproduktes ergab:

C . . .	67,98
H . . .	4,81
N . . .	1,84

Ein Glykosamintetrabenzoat würde erfordern:

C . . .	68,56
H . . .	4,87
N . . .	2,35

Es dürfte daher kaum zweifelhaft sein, „daß die untersuchten Glykoproteïde niederer Tiere sich hinsichtlich ihres Zuckerpaarlings im großen und ganzen so verhalten, wie diejenigen höherer Tiere, und daß hier wie dort amidierte Zucker vom Typus des Glykosamins als deren charakteristische Spaltungsprodukte anzusehen sind". (Ueber die durchsichtige Gallertscheibe der Medusen vergl. O. v. Fürth, 40, p. 451 f.) Schon vor mehr als 30 Jahren entdeckte Semper (153) an gewissen tropischen Holothurien die merkwürdige Eigenschaft der Haut, sich in kurzer Zeit in einen flüssigen Schleim zu verwandeln. Es scheint sich hier um besondere Qualitäten einer Fasern von noch unbekannter Natur verkittenden Zwischensubstanz zu handeln. Ich darf es mir versagen, auf diese leider noch immer unaufgeklärte Erscheinung näher einzugehen, da seit der Zusammenstellung der bisher vorliegenden Erfahrungen durch O. v. Fürth (p. 443 f.) Neues meines Wissens nicht beigebracht wurde. Es handelt sich aber gewiß um einen Gegenstand von großem Interesse, dessen Bearbeitung sich ergebnisreich gestalten dürfte.

Bei den sonst äußerst spärlichen Erfahrungen über die chemische Zusammensetzung gallertig-schleimiger Bindesubstanzen sind die Untersuchungen Mörners (l. c.) über den Glaskörper von um so größerem Interesse. Wie schon erwähnt, besteht der geleeartige Glaskörper aus einer klaren Flüssigkeit (Glasflüssigkeit), welche in ein Gerüstwerk von Fasern oder, wie manche wollen, zarten Häutchen eingeschlossen ist. Man erhält die erstere in reichlicher Menge, wenn man die Glaskörper mit der Schere zerschneidet und dann auf ein Filter bringt. Man erhält so ein dünnflüssiges, nicht fadenziehendes Filtrat, welches nur sehr wenig Eiweiß (Albumin und Globulin) neben einer Mucinsubstanz enthält. Der Nachweis dieser letzteren bietet wegen des beträchtlichen Salzgehaltes der Glasflüssigkeit (besonders NaCl) einige Schwierigkeiten. Durch Essigsäure läßt sich nämlich das Mucin nicht so ohne weiteres ausfällen, wohl aber, wenn der Salzgehalt durch Verdünnen mit Wasser vermindert wird. Man darf nach Mörner mit Sicherheit darauf rechnen, die Substanz auszufällen, wenn man die Glasflüssigkeit mit 2—3 Vol. destillierten Wassers verdünnt und den Essigsäurezusatz so groß nimmt, daß die Mischung etwa 1 Proz. davon enthält. Nach Verlauf von 1—2 Tagen bildet die Fällung am Boden eine festklebende grauweiße Masse, die, gereinigt mit minimalen Alkalimengen, eine neutral reagierende Lösung gibt, deren Eigenschaften im wesentlichen mit denen des Corneamukoïds übereinstimmen. Elementaranalysen ergaben jedoch einen wesentlich geringeren S-Gehalt (1,19 Proz.). Nach dem Kochen mit verdünnten Mineralsäuren enthält die Flüssigkeit reduzierende Substanzen.

Die Menge dieses Mucinkörpers (Hyalomukoïds) in der Glasflüssigkeit ist sehr unbedeutend und beträgt nach Mörner etwa 0,1 Proz. Nimmt man dazu noch etwa 0,1 Proz. Eiweiß, „so erhält man als ungefähren Ausdruck für den Totalproteïngehalt der Glasflüssigkeit 0,2 Proz., woraus hervorgeht, daß diese Flüssigkeit, die an Proteïnstoffen ärmste von allen normalen Gewebeflüssigkeiten des Körpers ist.“ (Liquor cerebrospinalis enthält nur 0,19—1,6 Prom.!)

Eine sehr auffallende Tatsache ist der hohe Kieselsäuregehalt in allen embryonalen oder dauernd gallertigen Bindesubstanzen. Es ist dies um so bemerkenswerter, als sonst die Kieselsäure in tierischen Geweben sehr in den Hintergrund tritt, wenn wir von den Skelettbildungen der Radiolarien und Kieselschwämme absehen. In der Asche der Phallusien, Salpen und Ascidien hat schon Hilger (60) das Vorkommen von Kieselsäure nachgewiesen. Derselbe Autor fand in der Haut der Holothurien 0,57 Proz. davon (P. A. X. p. 212). Bei Wirbeltieren scheinen Federn und Haare am reichsten daran zu sein. An diese schließt sich dann das Bindegewebe, namentlich das embryonale, sowie der Glaskörper. Hugo Schulz (147, 148), dem wir eingehende Untersuchungen darüber verdanken, stellt den Satz auf: „Wo Bindegewebe im Tierkörper sich findet, da treffen wir auch die Kieselsäure mit Sicherheit an, und es scheint sogar der Kieselsäuregehalt in den einzelnen Organen direkt von deren Bindegewebsgehalt abhängig zu sein.“ Als sehr kieselsäurereich erwies sich das embryonale Bindegewebe der Whartonschen Sulze des Nabelstranges (Mensch). Setzt man ihren prozentischen Wert in der Asche = 0,6 Proz., so ergibt sich, daß keines der bis jetzt daraufhin untersuchten Gewebe einen gleich hohen Gehalt aufzuweisen hat. 0,5 Proz. Kieselsäure, ebenfalls in

runder Zahl genommen, ist der höchste Wert, der bis jetzt erhalten wurde, und zwar aus menschlicher Sehne. Berechnet man den SiO_3-Gehalt auf 1 Kilo Trockensubstanz, so erhält man für das embryonale Bindegewebe 0,24 g, eine Zahl, die etwa doppelt so groß ist, wie der entsprechende Wert bei der menschlichen Fascie (0,11 g). Ordnet man die für menschliche Teile erhaltenen SiO_3-Werte nach dem Alter des betreffenden Individuums an, so erhält man folgende Reihe:

Muskel alt	0,0422	Proz.
„ jung	0,0558	„
„ „	0,0612	„
Haut alt	0,1090	„
„ jung	0,1878	„
Sehne alt	0,1051	„
„ jung	0,4249	„
WHARTONsche Sulze .	0,4249	„

Diese Uebersicht lehrt, daß der Kieselsäuregehalt in Asche (und Trockensubstanz) bei dem gleichen Gewebe in der Jugend des Individuums höher ist als im Alter und seinen höchsten Wert, soweit bis jetzt ersichtlich, im embryonalen Bindegewebe erreicht. Da der Unterschied zwischen embryonalem und fertigem Bindegewebe in erster Linie durch das Ueberwiegen der mucinhaltigen interfibrillären Substanz im ersteren Falle bedingt wird, so scheint der Schluß gerechtfertigt, daß die Kieselsäure hauptsächlich in dieser enthalten ist.

Es ist immerhin beachtenswert, daß der von HILGER (l. c.) für die Asche der Holothurienhaut gefundene SiO_3-Wert von 0,57 Proz. dem von SCHULZ für die WHARTONsche Sulze bestimmten so naheliegt.

Untersuchungen, welche FRAUENBERGER (35) an menschlichen Nabelsträngen anstellte, haben nun allerdings zu sehr viel niedrigeren Werten für den Kieselsäuregehalt geführt. Während nämlich SCHULZ für die Asche der WHARTONschen Sulze 0,5985 Proz. Kieselsäureanhydrid fand, ergaben die Analysen FRAUENBERGERS nur 0,0284 Proz., also einen geringeren Wert als selbst im Muskel. Es ist nicht aufgeklärt, worauf diese große Differenz beruht.

Von der Grundsubstanz unterscheiden sich die Fibrillen des Bindegewebes chemisch ganz wesentlich dadurch, daß sie aus einer Substanz bestehen, die beim Erhitzen mit Wasser Leim (Glutin) gibt (Kollagen). (Vgl. über Chemie des Kollagens das Biochem. Handlexikon von ABDERHALDEN, 1911, IV. Proteine.) Um die Fibrillensubstanz rein zu erhalten, werden fein zerteilte Sehnen zuerst mit Wasser und dann mit Kalkwasser behandelt, um die interfibrilläre Kittsubstanz (Mucin) zu lösen. Der gequollene Rückstand wird dann mit verdünnter Essigsäure ausgewaschen und das neutrale Präparat endlich mit Wasser vollkommen extrahiert. Die so erhaltene Masse besteht fast nur aus Fibrillen, die vollkommen jenen frischer Präparate gleichen. Werden fein zerhackte Sehnen in der angegebenen Weise behandelt und schlägt man mit einem Glasstabe unter Wirbelbewegung die Masse, welche in einer großen Menge Wasser verteilt ist, so kann man sie fast gänzlich in einem Stück um den Glasstab zusammenwinden (SADIKOFF, 141). Es muß sogleich gesagt werden, daß über das chemische Verhalten des Kollagens, d. h. der Substanz der „lebenden" Bindegewebsfibrillen, eigentlich kaum etwas Sicheres

bekannt ist, wie das ja von allen lebendigen Substanzen gilt. Es ist nicht einmal festgestellt, wenngleich sehr wahrscheinlich, daß mehrere Kollagene existieren. Dafür scheint namentlich der Umstand zu sprechen, daß kollagene Fibrillen verschiedener Herkunft sich hinsichtlich ihrer Umwandelbarkeit in Leim keineswegs ganz gleich verhalten. Durch eine besondere Resistenz dem kochenden Wasser gegenüber zeichnet sich nach SADIKOFF (l. c.) das faserige Kollagen der Sehnen und der Haut aus. Sehr leicht (schon bei 40°) scheint das Bindegewebe der Fische zu glutinieren. Nach Entfernung der Glasflüssigkeit hat MÖRNER (l. c.) auch aus dem Glaskörper einen festen Rückstand gewonnen, der im Aussehen an Weizengluten erinnerte und mit Wasser mehrere Stunden auf 108° C erwärmt, eine klare farblose Lösung gab, die zu einem durchsichtigen Gelee erstarrte, welches alle Eigenschaften des Leimes zeigte. Das Kollagen ist unlöslich in Wasser, Salzlösungen, verdünnten Säuren und Alkalien. Die beiden letzteren bewirken, wie schon früher erwähnt wurde, starke Quellung. Aetzalkalien (KOH, NaOH) zersetzen das Kollagen schon bei 4—5-proz. Konzentration in der Kälte unter Entwicklung von NH_3, dagegen erweist es sich kohlensauren Alkalien gegenüber als sehr widerstandsfähig: 10-proz. Lösungen rufen auch bei 40° keine Zersetzung und nicht einmal Quellung hervor (SADIKOFF). Wird Kollagen in trockenem Zustande längere Zeit einer Temperatur von 130° ausgesetzt, so verliert es die Fähigkeit, sich beim Kochen in Leim zu verwandeln, desgleichen zerstört Erwärmen in schwach alkalischen oder sauren Lösungen den leimgebenden Komplex der Kollagene vollkommen. Bemerkenswert ist auch die Tatsache, daß, wie EWALD (29) fand, Sehnen (vom Mäuseschwanz) ihr Quellungsvermögen beim Erhitzen mit Wasser (auf 70° C) sowie auch in Säuren (Essigsäure von 8 Proz.) einbüßen, wenn sie vorher längere Zeit (5 Wochen) in verdünnter Chromsäure ($^1/_{30}$-proz.) aufbewahrt werden, und zwar *im Lichte*. Im Dunkeln gleich behandelte Sehnenfasern verhielten sich wie normale Präparate. Ganz geringe Mengen freier Mineralsäuren (besonders HCl) beschleunigen den sonst trägen Verlauf der Glutinierung durch Wasser ganz außerordentlich. Mit Rücksicht darauf, daß die kollagenen Fibrillen wachstumsfähige Gebilde darstellen, ist es von Interesse, ihre Zusammensetzung mit der der Eiweißkörper zu vergleichen. Nach HOFMEISTER (66a) enthält Kollagen:

C	50,75	Proz.
H	6,47	„
N	17,86	„
O	24,92	„

Die Analyse bezieht sich allerdings auf ein künstlich durch Erwärmen von reinem Leim (Glutin) auf 130° C erhaltenes Präparat, welches nach HOFMEISTER alle Eigenschaften des Kollagens zeigt. Indessen stimmen die erhaltenen Zahlen ziemlich mit den analytischen Ergebnissen von SCHERER (Ann. Chem. u. Pharm., Bd. 40, p. 46) an gereinigten, bei 100° getrockneten Kalbssehnen:

C	50,26	Proz.
H	7,16	„
N	18,39	„
O	24,19	„

Wie man sieht, enthält das Kollagen (resp. das Glutin) etwas mehr O als die gewöhnlichen Eiweißstoffe, während der S ganz fehlt oder doch nur in sehr geringer Menge vorhanden ist. Noch schärfer prägen sich Unterschiede an den tieferen Spaltungsprodukten aus, indem manche Gruppen des Eiweißmoleküls ganz fehlen, andere wieder in besonderer Menge vorhanden sind. Bei den sehr nahen Beziehungen, welche zwischen Kollagen und dem daraus hervorgehenden Glutin (Leim) bestehen (beide zeigen fast die gleiche prozentische Zusammensetzung), genügt es die Spaltungsprodukte des letzteren zu berücksichtigen, denn nur sie sind genauer untersucht. Während Kochen mit Wasser, namentlich aber mit verdünnten Säuren den Leim zunächst in nicht mehr gelatinierende Körper umwandelt, die viel Aehnlichkeit mit den aus Eiweißstoffen unter gleichen Verhältnissen hervorgehenden Albumosen resp. Peptonen haben (vgl. darüber Röhmann, 136), wird er bei stärkerer Einwirkung von Mineralsäuren unter Bildung von *Glykokoll*, d-Alanin, Leucin, Serin, Asparaginsäure, Glutaminsäure, Phenylalanin, Prolin, Oxyprolin (Aminovaleriansäure?), Arginin und Lysin gespalten. *Vollkommen fehlen Tyrosin und Tryptophan, während Glykokoll in auffallend großer Menge auftritt.* Ueber die quantitativen Verhältnisse gibt die beistehende Tabelle (nach E. Fischer) eine Uebersicht:

aus Leim durch Hydrolyse

Glykokoll	16,5 Proz.	Aminovaleriansäure	1,0 Proz.
Leucin	2,1 „	Serin	0,4 „
Alanin	0,8 „	Lysin	2,75 „
Phenylalanin . .	0,4 „	Arginin	7,62 „
α-Prolin	5,2 „	Histidin	0,40 „
Glutaminsäure .	0,88 „	Oxyprolin	3,0 „
Asparaginsäure	0,56 „		

Sehr interessant ist das Verhalten der kollagenen Fibrillen des Bindegewebes gegenüber eiweißverdauenden Enzymen. Bezüglich der Technik sei erwähnt, daß die Verdauung, welche ursprünglich von Kühne und Ewald (28) als histologische Untersuchungsmethode angegeben wurde, durch Hoehl (65) in dem Punkte eine sehr wesentliche Verbesserung erfuhr, daß er *aufgeklebte* Schnitte von fixiertem Material verwendete. Während die früheren Autoren ganze Organstücke in die Verdauungsflüssigkeit brachten, wobei eine gleichmäßige Durchdringung kaum möglich ist, außerdem aber auch eine langwierige Entfettung mit Aether vorausgehen mußte, ist das Hoehlsche Verfahren von allen diesen Mängeln frei. Brauchbar zur Verdauung ist, abgesehen von frischem Material, nur solches, welches in Alkohol, Sublimat, Pikrinsäure oder in Bethes Ammoniummolybdatgemisch fixiert wurde. Formol verhindert die Verdauung vollkommen, Chromsalze erschweren sie wenigstens in sehr hohem Grade (vgl. auch Lehrehl, 90). Während durch *Pepsin + HCl* Sehnenfasern in kurzer Zeit gelöst werden, erweisen sie sich gegen *Trypsin* im allgemeinen außerordentlich resistent. Selbst bei mehrtägigem Verweilen bleiben Sehnen in einer starken Lösung von Trypsin völlig unverändert ganz im Gegensatz zu den später zu besprechenden elastischen Fasern. Mall (105) behandelte Sehnen vom Frosch 3 Tage hindurch mit Trypsinlösungen, die täglich erneuert wurden, es trat aber keine Verdauung ein; dabei sind die Sehnen des Frosches an sich minder widerstandsfähig als die der höheren Tiere. In einem auffallenden

Gegensatz zu diesen Angaben steht die Behauptung Ewalds (29), daß in Froschsehnen nach 24-stündiger Verdauung mit Trypsin in neutraler, schwach alkalischer oder auch saurer Lösung, die kollagenen Fibrillen völlig gelöst oder wenigstens so weit verändert sind, daß sie durch kein Mittel wieder als solche deutlich gemacht werden konnten, während nach gleich langer Verdauung bei Mäusesehnen die Fibrillen mit allen ihren Eigenschaften vollkommen erhalten waren und auch nach 3 Tagen nicht weiter verändert wurden.

Es ist mehrfach angegeben worden, daß Sehnen, welche einmal angesäuert waren, von Trypsin verdaut werden. Mall legte daher Sehnen 1/2, 1, 2, 3 und 20 Stunden in 1/2-proz. HCl, worauf sie 24 Stunden in fließendem Wasser ausgewaschen wurden. In eine sehr kräftige Trypsinlösung eingetragen und auf 27° C gehalten zeigten sie sich nach 24 Stunden unverändert. Ebensowenig wurden sie verdaut, nachdem sie 4 Monate lang in 0,5-proz. Essigsäure gelegen hatten. Trypsin ist nicht einmal imstande, die durch Pepsin und HCl begonnene Verdauung zu vollenden. Dagegen unterliegen gekochte Sehnen leicht der tryptischen Verdauung. Sehnen vom Kaninchen- und Mäuseschwanz, welche frisch in Trypsin unverdaulich sind, werden leicht verdaulich, sobald sie in Wasser über 70° oder in Säuren gequollen waren; dies gilt aber anscheinend nicht allgemein, denn das Bindegewebe im Ligamentum nuchae vom Ochsen wird nach Ewald auch durch 24-stündige Behandlung mit 0,2-proz. HCl nicht verdaulich für eine 24-stündige Trypsinwirkung. Was nun das Verhalten gegen Pepsin-HCl anlangt, so werden Sehnen vom Magensaft des Hundes rasch gelöst und zwar bemerkenswerterweise ohne vorher merklich zu quellen. Mall (l. c.) hat im Mageninhalte niemals gequollene Sehnen gefunden. „Die Faserbündel sind scharf begrenzt, weiß und scheinen sich, ohne durch den gequollenen Zustand hindurchzugehen, zu lösen“. Werden Sehnen für 1/2 Minute oder länger in 0,5-proz. Osmiumsäure gebracht, so werden sie außerordentlich widerstandsfähig und sind selbst in kochender HCl (0,5-proz.) nur schwer in Lösung zu bringen. Chittenden und Ewald (l. c.) behaupten dagegen, daß Bindegewebsfasern, welche erst mit Osmiumsäure behandelt und dann mit Wasser gekocht wurden in Trypsin verdaulich werden. In reinem Wasser erhalten sich Sehnen bei 37° C oder Zimmertemperatur monate-, ja selbst jahrelang, ohne zu zerfallen, wenn das Wasser von Zeit zu Zeit gewechselt wird. Dagegen lösen sich die Sehnen in wenigen Tagen, wenn man eine Tierleiche bei 37° C liegen läßt. Es hängt dies nach Mall damit zusammen, daß die Zerstörung der Sehne durch anaërobe Bakterien erfolgt und nicht durch aërobe Formen.

Sehr abweichend soll sich nach Maas (104) das Bindegewebe von *Myxine glutinosa* verhalten, indem 24-stündige Trypsinwirkung (bei 4—8° C) alle zelligen Bestandteile zerstört und nur das Fasergerüst übrig läßt, während umgekehrt eine 2-stündige Einwirkung bei 37 bis 42° C alle Fasern löst und nur die Zellen erhält (letztere werden erst nach 4—5 Stunden gelöst). Nach Sundvik soll das Bindegewebe der Fische (und kaltblütiger Wirbeltiere überhaupt) von Trypsin in der Wärme leicht gelöst werden. Man sieht, daß auf diesem Gebiete noch zahlreiche Widersprüche existieren, so daß eine erneute umfassende Untersuchung, die sich auch auf nicht kollagene Bindegewebsfasern zu erstrecken hätte, sehr erwünscht wäre. Es darf

nicht unerwähnt bleiben, daß es neuerdings Kirchheim (73a) gelungen ist sogar lebende Gewebe mit Trypsin zu verdauen.

Ich will schließlich nicht unerwähnt lassen, daß Hansen (50) in neuerer Zeit eine Methode angegeben hat, kollagene Fibrillen (bzw. auch Kollagen in anderer Form) elektiv zu färben, der der Wert einer mikrochemischen Untersuchungsmethode zukommt. Es handelt sich um eine Modifikation des von van Gieson (43) benützten Verfahrens der Tinktion mit Säurefuchsin und Pikrinsäure (vgl. bezüglich der Technik Hansen, l. c.).

Daß vielen wirbellosen Tieren ein Stützgewebe zukommt, welches morphologisch dem fibrillären Bindegewebe der Wirbeltiere entspricht, und daß sich hier auch im Gallertgewebe oft Fibrillen differenziert finden, wurde früher schon erwähnt; ob es sich aber auch nur in einem einzigen Falle um echte kollagene Fasern handelt, erscheint sehr zweifelhaft. Es liegen in dieser Beziehung nur einige ganz fragmentarische Angaben vor.

Nachdem schon Hoppe-Seyler (68, 69) reichliche Mengen von „gut gelatinierendem Leim" durch Kochen mit Wasser aus dem Fleisch von *Octopus* und *Sepiola* erhalten hatte, gab auch Krukenberg an, daß es ihm gelungen sei, aus Sepien-Muskeln Leim zu extrahieren. Allerdings ist die Art des Nachweises nicht gerade sehr vertrauenerweckend. Er fand, daß sehr verdünnter Weingeist, in welchem 8 große Sepien jahrelang gelegen hatten, beim Eindampfen auf einem Wasserbad eine „leimartig zähe Masse" lieferte, deren Reaktionen mit dem aus den Kopfknorpeln von Cephalopoden dargestellten „Glutin" übereinstimmte. Da er die leimgebende Substanz dieser letzteren wegen ihrer angeblich leichten Verdaulichkeit für verschieden von echtem Kollagen hält („Tryptokollagen"), so ist er geneigt, solches allen Wirbellosen abzusprechen. Dagegen schreibt Krukenberg im Gegensatz zu Hoppe-Seyler dem *Amphioxus* echtes leimgebendes Gewebe zu. Der letztere hatte sich darüber seinerzeit folgendermaßen geäußert: „*Amphioxus* hat außer der Chorda nichts mit den Wirbeltieren gemein, er besitzt kein geschlossenes Gefäßsystem mit roten Blutkörperchen, keine Leber, die Galle bildet, kein eigentliches Gehirn, ja er enthält nicht einmal leimgebendes Gewebe, welches allen Wirbeltieren eigen ist und außerdem den Cephalopoden, aber keiner anderen Abteilung wirbelloser Tiere." In jüngster Zeit hat Nowikoff (124a, p. 693) das Vorkommen von dicken cuticulaähnlichen Lagen amorphen (bezw. wabig gebauten) „Kollagens" bei gewissen Würmern behauptet. Doch stützt sich diese Angabe lediglich auf eine Farbenreaktion.

Wenn es richtig ist, daß in den allgemeinsten Zügen die morphologische Entwicklung der Tiere deren Phylogenie, wenn auch vielfach abgekürzt und gestört, rekapituliert, so lag der Gedanke nahe, solches wohl auch in bezug auf die chemische Zusammensetzung namentlich der Skelettsubstanzen zu vermuten. Schon Hoppe-Seyler (69) hat dieser Idee Ausdruck gegeben. „Geht man", sagt er, „die Zusammensetzung der Gewebe vergleichend von den niedriger organisierten zu zu den höher entwickelten Tieren fortschreitend durch, so findet man zuerst das Auftreten von mucinhaltigen Geweben, dann bald chondringebenden, endlich auch in den Cephalopoden das Auftreten von glutingebendem Gewebe; die Ausbildung wirklicher Knochen ist nicht

einmal allen Wirbeltieren eigen, fehlt den Cephalopoden gleichfalls. Ganz dieselbe Reihenfolge ergibt sich, wenn man die Stadien der Entwicklung eines Embryo, z. B. des Hühnchens, im Ei verfolgt und ich kann mir nicht denken, daß diese Uebereinstimmung nur eine zufällige sei." Später hat sich auch NEUMEISTER (124) in ähnlicher Weise geäußert: „Ein Ueberblick über die Tierreihe ergibt, daß bei niedrigstehenden Formen entweder ein reines Kohlehydrat, wie die Cellulose oder andererseits veritable Eiweißkörper bezw. resistente Albuminoïde, wie die Skeletine, als Gerüstsubstanzen Verwendung finden. Weiter dienen derselben Funktion bei höheren Formen die esterartigen Verbindungen von eiweißartigen Stoffen mit einem Kohlehydrat (Hyalogene) oder doch statt deren das ihnen nahestehende Chitin. Bei den Cephalopoden ist dann zuerst das Kollagen neben Mucin und Chitin zu finden. Letzteres verschwindet zwar als solches bei den Wirbeltieren, ist aber doch in der Chondroitinschwefelsäure des echten Knorpelgewebes enthalten. Die höchste Stufe der Entwicklung der Stützgewebe wird durch die Knochensubstanz repräsentiert. Diese ist nicht einmal allen Wirbeltieren eigen, indem sie den Knorpelfischen und dem *Amphioxus* fehlt. Eine sehr ähnliche Reihenfolge ergibt sich, wenn man die Stadien der Entwicklung eines Embryo verfolgt. Zuerst findet sich das aus Mucin bestehende, aber des Kollagens entbehrende, schleimige Bindegewebe, welches weiterhin teilweise in Knorpelsubstanz übergeht, während sich diese endlich bis auf die gesammten Knorpelgebilde in Knochensubstanz umwandelt."

Unsere derzeitigen, noch recht mangelhaften Kenntnisse der Chemie der tierischen Skelettsubstanzen berechtigen uns nun gewiß noch nicht einen wirklichen Parallelismus der chemischen Zusammensetzung embryonaler und phylogenetisch älterer Stützsubstanzen aufzustellen, sie sind aber meiner Meinung nach doch ausreichend, um diesen Gesichtspunkt bei weiteren Untersuchungen nicht aus dem Auge zu verlieren. Eine physiologische Chemie des Embryo ist ja noch immer ein frommer Wunsch, obschon bereits HOPPE-SEYLER auf die Wichtigkeit dieses vielversprechenden, noch fast unbebauten Arbeitsgebietes wiederholt hingewiesen hat. Dabei werden naturgemäß mikrochemische Untersuchungsmethoden eine sehr große Rolle spielen und es wäre dringend zu wünschen, daß diesen, denen wir in der Botanik und in der histologischen Färbetechnik schon so schöne Resultate verdanken, auch von seiten der Tierphysiologen endlich die gebührende Aufmerksamkeit geschenkt würde.

Eine Frage, die sich auf diese Weise sicher leicht entscheiden ließe, ist unter anderem die nach dem Auftreten des Kollagens bei der Entwicklung der Wirbeltiere. Soviel ich habe finden können, ist über die Natur der Fasern im embryonalen Schleimgewebe Genaueres nicht bekannt, ebensowenig wissen wir, ob die Fibrillen bei ihrem ersten Auftreten in allen später fast nur aus solchen bestehenden Teilen schon aus typischem Kollagen bestehen. Bei TRIEPEL (172) finde ich die Bemerkung, daß die Fasern des jugendlichen Gallertgewebes im Froschlarvenschwanz anscheinend noch nicht kollagen sind und er bezeichnet sie deswegen als „präkollagen". In diesem Zustand sollen sie während des ganzen Larvenlebens verharren. MALL (105) gibt an, daß im Ligamentum nuchae bei Rinderembryonen noch keine elastischen, wohl aber lange Fasern vom Charakter der Bindegewebsfibrillen vorkommen, die aber mit Essigsäure nicht quellen.

„Nach ihrem chemischen Verhalten scheinen sie eher aus Mucin (? B.) als aus Kollagen zu bestehen." Aus ganz ähnlichen Elementen soll nach demselben Autor auch das Narbengewebe zusammengesetzt sein; auch diese Fasern sollen in verdünnten Säuren nicht quellen und beim Kochen keinen Leim liefern. Ausführlichere Angaben verdanken wir Liebermann (96), der Hühnerembryonen verschiedenen Alters in toto untersuchte. Es wurden durch Kochen gewonnene wässerige Extrakte auf ihr Gelatinierungsvermögen geprüft. War der Erfolg positiv, so konnte dies, da es sich immer um ganze Embryonen handelte, nicht ohne weiteres auf Glutin bezogen werden, da sich ja aus den knorpeligen Teilen auch jenes ebenfalls gelatinierende Gemenge von Glutin und in Wasser löslichen Verbindungen der Chondroitinschwefelsäure bilden mußte, welches früher von Joh. Müller als „Chondrin" (Knorpelleim) bezeichnet wurde. Da nun durch Bleiacetat außer Eiweißkörpern auch Mucin und Chondrin gefällt werden, reines Glutin aber nicht, während dieses letztere wieder durch Gerbsäure gefällt wird, die ihrerseits Chondrin nicht oder doch nur sehr langsam fällt, so schien die Möglichkeit gegeben, eventuell Glutin neben Chondrin nachzuweisen und so auf das Vorhandensein oder Fehlen von Kollagen zu schließen. „Wenn ein gelatinierender wässeriger Auszug erhalten wurde, der nach Fällung mit Bleiessig, Entbleiung des Filtrates mit H_2S mit Gerbsäure keine Trübung gab, so konnte das Gelatinieren nur von Chondrin, nicht aber von Glutin herrühren." Auf diesem Wege gelangte Liebermann zu der Folgerung, daß Hühnerembryonen von etwa 2 cm Länge (etwa 6-tägig) überhaupt keine gelatinierenden Auszüge geben, wohl aber „einen mucinartigen Stoff" enthalten. In sämtlichen Embryonen vom 14. Tage der Bebrütung bis zur Reife ließ sich Chondrin, aber kein Glutin nachweisen und erst beim erwachsenen Huhn war auch Kollagen vorhanden. Diese Angaben bedürfen jedenfalls noch einer genaueren mikrochemischen Prüfung.

Aus einer besonderen, mit dem Kollagen nicht identischen Substanz soll, wie gewöhnlich angenommen wird, auch das „retikuläre Bindegewebe" bestehen, welches außer in den Lymphdrüsen auch in der Schleimhaut des Verdauungtraktus, ferner in der Milz, Leber sowie an vielen anderen Orten gefunden wird. Ursprünglich aus einem Gerüstwerk (Reticulum) sternförmig verzweigter Zellen bestehend, soll es in entwickelteren Zuständen auch von diesen erzeugte (kollagene?) Bindegewebsfasern enthalten. Mall (l. c.), der eine größere Untersuchung darüber veröffentlicht hat, beschreibt es im Gegensatz zu anderen Autoren als aus feinen Fibrillen bestehend, die sich mikroskopisch nicht von den kollagenen des gewöhnlichen Bindegewebes unterscheiden, wohl aber chemisch, indem sie beim Kochen angeblich keinen Leim geben und aus einem besonderen Stoffe, dem „Reticulin", bestehen, der sich durch verschiedene Reaktionen von dem Kollagen unterscheiden soll. Young, ein Schüler Halliburtons hat jedoch gezeigt (187), daß die bindegewebige Grundsubstanz der Darmschleimhaut doch ziemlich reichlich Leim liefert und auch Siegfried, der sich eingehender mit der chemischen Untersuchung des „Reticulins" beschäftigte, konnte dies feststellen (154, 155). Er behandelte die Schleimhaut sukzessive mit Wasser, verdünnter HCl und Natronlauge, worauf sie zur Beseitigung der Lymphzellen der Pankreasverdauung unterworfen wurde. Es hinterblieb dann das retikulierte Ge-

webe in Form von hellgrauen Strähnen, die in Wasser zu zarten porösen Häuten von der Struktur der ursprünglichen Mucosa aufquellen. Die mikroskopische Untersuchung zeigt, daß dieselben frei sind von elastischen Fasern und Zellen. Kocht man dieses reine retikulierte Gewebe $^1/_2$ Stunde lang mit Wasser, so wird nur ein Teil desselben unter Leimbildung gelöst, während ein anderer Teil als feines lockeres Pulver zurückbleibt. Letzteres wird von SIEGFRIED als „Reticulin" bezeichnet. Dasselbe ist eine in verdünnten Säuren und Alkalien fast unlösliche und unverdauliche Substanz, welche neben Schwefel auch Phosphor enthält, im übrigen aber die Zusammensetzung der einfachen Eiweißstoffe zeigt. Wie das Kollagen gibt auch das Reticulin die MILLONsche Probe nicht. Beim Erhitzen mit verdünnten Alkalien wird die P-haltige Gruppe abgespalten und es hinterbleibt ein P-freier aber immer noch schwer löslicher Eiweißkörper. Zersetzt man denselben mittels heißer HCl, so entsteht kein Tyrosin, dagegen neben H_2S und NH_3 Aminovaleriansäure und Lysin. Ob das retikulierte Gewebe ein Gemisch kollagener und retikulierter Fibrillen darstellt, oder ob die letzteren aus einem Stoff bestehen, der sich beim Kochen mit Wasser in Leim und Reticulin spaltet, läßt sich nach SIEGFRIED nicht entscheiden. Mikroskopisch ist es jedenfalls nicht möglich, die beiden Bestandteile voneinander zu unterscheiden. Nach SPALTEHOLZ (156) bleiben bei der Verdauung des retikulären Gewebes mit Trypsin die „retikulierten" und die kollagenen Fibrillen übrig, aber es ist vorläufig nicht möglich, die einen von den anderen zu sondern. „Zwar ist es nicht ausgeschlossen, daß wir die in Trypsinlösungen unverdaulichen Fasern noch weiter in Unterabteilungen werden trennen müssen, aber bis jetzt fehlt jeder Anhalt dazu. Vorläufig sind wir auch nicht einmal imstande, durch Färbung oder andere Mittel die kollagenen Fasern scharf von den retikulierten zu unterscheiden." (SPALTEHOLZ.) Ob man das Recht hat, „dickere Fasern und Bündel im allgemeinen für kollagene zu halten, feine, netzförmig angeordnete aber für retikulierte", wie der genannte Autor meint, erscheint jedenfalls äußerst fraglich. Nach HANSEN (50) färben sich die Reticulinfibrillen überall rot, wenn man nach seiner Methode mit Säurefuchsin und Pikrinsäure färbt, und es würde dies gut zu der Annahme stimmen, daß sie außer Reticulin auch Kollagen enthalten.

D. Die Entstehung der Bindegewebsfibrillen.

Es dürfte meiner Ansicht nach kaum zu bezweifeln sein, daß alles Chitin, sei es nun homogen, wabig oder faserig strukturiert, als Ausscheidungsprodukt gewisser Zellen (geformtes Sekret) aufzufassen ist. Davon würden auch jene Fälle keine Ausnahme bilden, wo man bisher von einer direkten Umwandlung des Protoplasmas in Chitin gesprochen hat. Berücksichtigt man nun die vielfachen Analogien, welche, wie gezeigt wurde, zwischen gewissen aus faserigem Chitin aufgebauten Teilen einerseits und entsprechenden bindegewebigen Gebilden andererseits bestehen, so liegt der Gedanke nahe, auch die Bindegewebsfibrillen als geformte Sekrete zu deuten und an gleiche oder doch ähnliche genetische Beziehungen in beiden Fällen zu denken. Ebensowenig wie beim Chitin kann beim Bindegewebe davon die Rede sein, die Fibrillensubstanz als „umgewandeltes Protoplasma" aufzufassen und

ich darf mich hier auf keinen geringeren als Max Schultze berufen, der die Ansicht vertrat, daß das Plasma der Bindegewebsbildungszellen die Fibrillen auf seiner Oberfläche und aus seiner Substanz vermöge seiner formativen Tätigkeit bildet. „Ebensowenig, sagt er, der Natur entsprechend, wie wenn wir sagen wollten: Protoplasma wandle sich in Cellulose, in Stärke, in Fett usw. um, kann von einer direkten und unmittelbaren Umwandlung des Protoplasmas in Fibrillensubstanz die Rede sein. Vielmehr ist auch diese ebensowohl wie jene eben genannten Substanzen, Cellulose, Fett, Stärke etwas Neues, durch die formative Tätigkeit des Plasma Gebildetes.“

Zahlreiche Forscher haben sich mit der namentlich auch von physiologischen Gesichtspunkten aus wichtigen Frage der Enstehung der Bindegewebsfasern und speziell der kollagenen Fibrillen beschäftigt und es sind im wesentlichen zwei verschiedene Ansichten geäußert worden. Während die einen — und zu diesen gehört, wie eben erwähnt wurde, M. Schultze — den Zellen die wesentlichste Rolle bei dem Vorgang zuschrieben, waren andere der Meinung, daß die Bindegewebsfasern in einer Intercellularsubstanz ohne Beteiligung der Zellen entstehen. Zu diesen letzteren gehört vor allem Henle (56); eine gewissermaßen vermittelnde Stellung nehmen diejenigen Autoren ein, welche zwar auch an eine „freie Fibrillenbildung“ glauben, die Intercellularsubstanz aber entweder direkt als umgewandeltes Protoplasma auffassen oder annehmen, daß die Zellen eine von der Intercellularsubstanz verschiedene formlose Substanz produzieren, in welcher sich sekundär Fibrillen differenzieren. So gelangte Rollett (138, 140), welcher die Entwicklung der Sehnen und des Netzes studierte, zu dem Ergebnis, daß mit Beginn der Fibrillenbildung „eine größere Menge von homogener Substanz“ auftritt, auf deren Kosten die Fibrillen durch eine Art „Prägung“ entstehen. Diese homogene Substanz betrachtet er nicht als Intercellularsubstanz, sondern läßt sie aus einer Metamorphose des Protoplasmas hervorgehen. Später hat sich Rollett mehr der Auffassung Max Schultzes zugewendet. Wir sehen, sagt er, in der Nabelschnur und in der Sehne „Fibrillen sich bilden in den äußeren Teilen der Bildungszellen“. „Eine Umbildung schreitet sukzessive von außen nach innen vor, welche unmittelbar mit der Fibrillenbildung einhergeht. Wie viele Eigenschaften des ursprünglichen Protoplasmas jene Teile der Zellen noch an sich tragen, welche die Fibrillen bilden, und wie sie allmählich übergehen in das um den Kern gelagerte nicht veränderte Plasma, das sind Fragen, für deren Entscheidung uns bis jetzt noch wenig Mittel zur Verfügung stehen.“ Bei der folgenden Darstellung der historischen Entwicklung unserer Kenntnisse auf dem in Rede stehenden Gebiete halte ich mich im wesentlichen an die ausgezeichnete Darstellung, welche Meves (113) gegeben hat.

Eine neue und wichtige Wendung nahm die Lehre von der cellularen Entstehung der Bindegewebsfibrillen 1891 durch eine Arbeit von Flemming (32, 33), welcher ebenso wie Rollett die ursprüngliche Schwannsche Lehre, wonach die kollagenen Fibrillenbündel durch Auswachsen und Umwandlung der Bildungszellen entstehen sollten, verwirft, die Bildung der Fasern aber nicht auf der Oberfläche des Zelleibes sondern in den peripheren Schichten desselben vor sich gehen läßt; und zwar ist es ihm am wahrscheinlichsten, daß die Fäserchen „aus der Faserstruktur der Zellsubstanz selbst entstehen, indem diese sich teilweise zu parallelen Fibrillen streckt und sich dabei chemisch umformt“. Der Ansicht Flemmings haben sich im wesentlichen Reinke (133), Waldeyer (184), Spuler (156b), Studnička (158), Hansen (l. c.), Spalteholz (156a) u. a. angeschlossen. Nach dem zuletzt genannten Autor „bilden sich“ in den Zellen und ihren Fortsätzen zunächst feine Fasern oder Fibrillen, die als die ersten Andeutungen (Vorstufen) der kollagenen Fibrillen anzusehen sind.

Diese Fasern treten zuerst im ganzen Innern der Zellen ohne Unterschied auf. Später erscheint um den Kern herum eine „Partie eines reinen Protoplasmas"; die Fibrillen konzentrieren sich jetzt hauptsächlich auf die Peripherie der Zellen. „Der ganze Zellkörper wird in ein Endoplasma, das den Zellkern umgibt und das die Fibrillen enthaltende Exoplasma geteilt." Beide Plasmaarten sind aber anfangs durch keine scharfe Grenze voneinander getrennt; eine solche entsteht erst später „um das Endoplasma, das sich dadurch in die eigentliche Bindegewebszelle verändert." Es scheint nach STUDNIČKA, als ob sich das fibrillenhaltige Exoplasma auf der Zelloberfläche auflöst und als ob dadurch die Fibrillen frei zu liegen kämen. Er will sich aber überzeugt haben, daß von einer wirklichen Auflösung nicht die Rede sein könne, sondern, daß „das stark und wie schleimartig veränderte Exoplasma als Interfibrillärsubstanz, die eigentliche Grundsubstanz des Gewebes, erhalten bleibt".

Auf die außerordentlich weite, ich könnte fast sagen allgemeine Verbreitung gekreuztstreifiger (fibrillärer) Strukturen bei den verschiedensten Stütz- und Skelettsubstanzen habe ich in diesem Buche oft genug hingewiesen und auch die großen Schwierigkeiten gebührend hervorgehoben, welche einer befriedigenden (physiologischen) Erklärung sich entgegenstellen. Man sieht nun leicht, daß gerade die Entwicklung des Bindegewebes für das ganze Problem eine große Bedeutung besitzt, da sich die Bildung der verhältnismäßig groben Strukturen hier besser verfolgen läßt und außerdem das Verhältnis der Zellen zu den Fibrillen sich in den einzelnen Fällen sehr wechselnd gestaltet. Ließe sich mit Sicherheit feststellen, daß Fibrillen außerhalb der Zellen in einer von diesen gebildeten, ursprünglich homogenen (Intercellular-) Substanz entstehen können, dann — aber auch nur dann — wäre an die Möglichkeit einer rein mechanischen Erklärung etwa im Sinne v. EBNERS zu denken, wonach die Fibrillierung sekundär durch bestimmt orientierte Druck- und Zugspannungen hervorgebracht würde. Anderenfalls, wenn die Fibrillen direkt als solche von den Zellen gebildet werden, müßte man sich wohl vorstellen, daß auch ihre spezielle Anordnung im wesentlichen von diesen bestimmt wird.

Es fehlt in der Literatur auch, abgesehen von den schon erwähnten Arbeiten, nicht an Beobachtungen, nach denen die Bindegewebsfibrillen aus einer von den Zellen gebildeten formlosen Substanz entstehen sollen. So kam MERKEL (110, 111) bei Untersuchung der Nabelschnur und der Fingersehnen menschlicher Embryonen zu der Auffassung, daß die Bindegewebsfibrillen sich aus einer Gallertsubstanz bilden, welche durch die Zellen ausgeschieden wird und welche dann fibrillär zerfällt. Dieses Resultat konnte er 1909 auf Grund von ausgedehnten Studien an Embryonen von Amphibien und Säugetieren vervollständigen: „Das Zellsyncytium des Mesenchyms scheidet eine amorphe Gallertsubstanz aus, welche entweder nur spärlich (Sehnen, reticuläres Gewebe) oder in größerer Menge, selbst reichlich, vorhanden ist (Amphibien, Nabelschnur). Sie erfüllt dann die Lücken des Zellnetzes, kann sich sogar relativ weit über dasselbe hinaus erstrecken, ohne daß Zellen ihr folgen (Muskeln). Im Innern des Bindegewebes nehmen die Zellen an der Bildung der Fasern keinen direkten Anteil, dieselben entstehen vielmehr ausschließlich in der Gallerte, die Zellen dienen nur zur Erzeugung dieser letzteren. Die Faserstruktur tritt in der Gallerte meist als ein indifferentes, sehr zartes Netz in die Erscheinung, welches erst in der Folge durch Zerreißen der weniger beanspruchten Fäden zu glatten und unverzweigten Fasern umgewandelt wird. Die Faserbildung erfolgt entweder direkt, oder in Lamellen, welche sich zuvor aus dieser abscheiden. An Stellen, wo gleich von Anfang an eine ausgesprochene Spannung vorhanden ist (Sehnen), wird das netzförmige Stadium nicht durchgemacht, sondern es kommt sogleich zur Bildung parallel verlaufender unverzweigter Fasern. Die fertigen Bindegewebsfasern sind also in jedem Falle lediglich die Folge mechanischer auf die Gallerte oder die in ihr

entstehenden Lamellen einwirkender Verhältnisse. Bei ihrem ersten Auftreten sind die Fasern noch nicht kollagen, sie sind auch zumeist noch nicht glatt und glänzend wie echte Bindegewebsfasern, sondern noch körnig, nicht selten varikös."

Mit großer Bestimmtheit hatte sich schon vor Merkel in der neuesten Auflage seiner Gewebslehre auch Kölliker gegen die intracellulare Entstehung der kollagenen Fibrillen ausgesprochen (l. c. p. 123). Nach ihm besteht das Bindegewebe beim Embryo ursprünglich „einzig und allein aus runden Zellen; mit der Zeit, und zwar sehr bald, entwickelt sich zwischen diesen ein gleichartiger, formloser Stoff, der anfänglich schleim- und eiweißreich ist, später jedoch nach und nach in noch nicht ermittelter Weise in leimgebende Substanz sich umwandelt. Während dies geschieht, zerfällt er zugleich in Fibrillen und wird so zur eigentlichen Fasersubstanz des Gewebes." Noch in seinem Aufsatz über die „Energiden" von Sachs (1897) hat v. Kölliker mit Nachdruck betont, daß die bindegewebigen fibrillären Intercellularsubstanzen „nicht durch eine direkte Umwandlung von Protoblasten (Zellen), sondern durch Abscheidungen von solchen, ähnlich den Cuticularbildungen entstehen".

Sehr wichtige Gesichtspunkte für die Beurteilung der hier zu behandelnden Frage hat, wie schon früher bemerkt wurde, v. Ebner (21, 22) in einer Reihe glänzender Arbeiten geliefert. Er weist vor allem darauf hin, daß der Fibrillenverlauf in dem sich entwickelnden Bindegewebe durchaus nicht immer der Längsrichtung der Bildungszellen parallel ist, wie man wohl erwarten sollte, wenn die Fibrillen intracellular (oder auch epicellular) gebildet würden. Als besonders auffallendes Beispiel in dieser Hinsicht führt er die Entwicklung von Bindegewebsfibrillen an, welche senkrecht zur Längsrichtung der Bildungszellen stehen, nämlich jene des Zahnbeines. „Von den Odontoblasten gehen lange Fortsätze und kürzere in entgegengesetzter Richtung gegen die Pulpa ab; die leimgebenden Fibrillen, welche von den Odontoblasten zunächst als unverkalkte Faserlage gebildet werden, laufen aber alle parallel der Pulpaoberfläche, also senkrecht zur Richtung der Odontoblasten." Hier müssen also, schließt v. Ebner, die Fibrillen in wesentlich anderer Weise entstehen, als die Verfechter der ausschließlich intracellularen Bildung derselben annehmen. Es darf aber vielleicht darauf hingewiesen werden, daß auch bei anderen fibrillären Differenzierungen epithelialer Zellen dasselbe gilt, und daß beispielsweise die Muskelepithelien der Aktinien uns zeigen, wie kontraktile Fibrillen an der Basis der Zellen, und zwar rechtwinklig zur Längsachse derselben, ausgeschieden werden.

Viel bedeutungsvoller scheint die Entwicklung der Faserscheide der Chorda bei den Fischen für ein selbständiges Entstehen und Wachsen leimgebender Fibrillen zu sprechen. „Das Chordaepithel hat stets den Charakter eines Lagers von polygonalen, sich dicht berührenden Zellen, welche niemals Aeste von faseriger Struktur aussenden oder selbst Fasern im Innern differenzieren." (v. Ebner.) v. Ebner konstatierte, daß die ersten Fibrillen in direktem Kontakt mit diesen Zellen an deren äußerer Oberfläche als zirkulär um die Chorda verlaufende Fäserchen auftreten, fand es aber schwierig „eine genauere Vorstellung von dem histogenetischen Vorgang der Fibrillenbildung auf Grund direkter Beobachtungen zu geben". „Ich habe mich bemüht", sagt er, „mit den stärksten Vergrößerungen an der Oberfläche der Zellen etwa die Bildung der Fibrillen aus Körnchen zu verfolgen, aber stets vergeblich. Man sieht wohl eine feinkörnige Oberfläche der Zellen, welche bei größeren Tieren wie ein gestrichelter Saum erscheint, aber keine Zwischenformen von Körnern und Fasern oder gar eine Ausscheidung von Fibrillen aus dem Zellinnern. Die Fibrillen erscheinen als kontinuierliche, feine, glatte Fädchen, sobald sie überhaupt erkennbar werden." v. Ebner kommt zu dem Schluß, daß eine von den Zellen abgesonderte, zunächst homogene kolloidale Substanz sekundär in Fibrillen zerfällt, ohne jedoch die Möglichkeit zu leugnen, daß

leimgebende Fibrillen auch in innigster Berührung mit den obersten Schichten des Protoplasmas oder in diesen selbst gelegen sein können. Jeder einzelnen Fibrille schreibt er, wie schon oben auseinander gesetzt wurde, die Fähigkeit zu, in die Länge zu wachsen und zwar nicht in der Art eines Kristalles, sondern durch Intussuszeption, durch Aufnahme neuer Teilchen leimgebender Substanz zwischen die alten.

Zu einer ganz ähnlichen Auffassung gelangte J. SCHAFFER (142 a) bei der Untersuchung der Fibrillenentwicklung im Perichondrium der Flossenstrahlen von *Ammocoetes*. Stellenweise bildet, wie er beschreibt, das Perichondrium auf große Strecken hin eine „zellfreie, ziemlich dicke, wie cuticulare Masse, welche eine fibrilläre Streifung kaum erkennen läßt (l. c. Fig. 14 P) und der oberflächlich in größeren Distanzen platte Zellkörper aufliegen. Das Ganze erinnert einigermaßen an einen senkrechten Durchschnitt durch ein zellenloses Knochenbälkchen mit den aufgelagerten Osteoblasten oder die Chordascheide in frühen Stadien, wo ihr noch ganz platte Bildungszellen aufsitzen", so daß man sich, wie SCHAFFER bemerkt, des Eindrucks nicht entschlagen kann, „daß auch hier die Fibrillen nicht aus dem Zellprotoplasma herausgesponnen werden, sondern erst in einer von den Zellen ausgeschiedenen Masse unter dem expansiven Wachstumsdruck der an der Peripherie des durch Intussusception an Dicke zunehmenden Knorpelstabes herrschen muß, gleichsam ausgeprägt werden".

Besondere Beachtung verdienen auch die Arbeiten von LAGUESSE (84—87). Als Untersuchungsobjekt diente ihm vor allem die Milz der Selachier, in deren Kapsel er das Auftreten der leimgebenden Fibrillen Schritt für Schritt verfolgte. Er findet, daß demselben stets die Bildung einer formlosen Substanz vorausgeht, in der die Fasern dann sekundär entstehen; diese wären daher nichts anderes, als diese Substanz selbst, welche die letzte Stufe chemischer Umwandlung erreicht hat und wahrscheinlich unter dem Einfluß mechanischer Ursachen fibrillär geworden ist.

Die Kapsel der Selachiermilz besteht nach LAGUESSE aus zwei eng verbundenen Lagen von Bindegewebsfasern. Die oberflächlichen Fasern gehören der Serosa an, liegen unter dem Endothel derselben und entwickeln sich innerhalb einer zarten, formlosen Glashaut, die ihrerseits das Produkt einer hautartigen Zellenlage ist, die das Milzreticulum abschließt. In gleicher Weise entstehen auch die Fasern der tieferen Schicht durch eine Art Verdichtung und Differenzierung innerhalb von Zügen einer formlosen „präkollagenen" Substanz. Diese letztere wird im allgemeinen von den Zellen auf Kosten der oberflächlichen Schichten des Cytoplasmas gebildet; es können aber auch ganze Zellfortsätze und sogar ganze Zellen in „Präkollagen" umgewandelt werden. LAGUESSE fand seine Ansichten auch beim Studium der feinen Häutchen bestätigt, welche das lockere intramuskuläre Bindegewebe beim Pferd zusammensetzen sowie bei der Entwicklung der Lamellen des Unterhautbindegewebes von Rattenembryonen.

Eine sozusagen vermittelnde Stellung zwischen der Lehre der intra- und intercellularen Entstehung der kollagenen Fibrillen nimmt HANSEN (49, 50) ein. In den tieferen, weicheren Partien der Intervertebralscheiben von Kalbsfeten von 40—70 cm Länge finden sich nach ihm zahlreiche durch Ausläufer verbundene Bindegewebszellen innerhalb einer weichen mucinösen Grundsubstanz, welche innerhalb ihres Plasmakörpers reichlich feine wellige Fibrillen enthalten (l. c. Fig. 1). Später umgeben sich die Zellen mit einem Hof von stärker lichtbrechendem „Exoplasma", welches nun auch Bindegewebsfibrillen bildet „und eine Weile findet man gleichzeitig das Endo- und Ektoplasma an ihrer Bildung beteiligt, aber relativ schnell wird diese Funktion von der peripheren Schicht, dem Ektoplasma, allein übernommen". Schließlich lösen sich die Bindegewebsfibrillen von der „Mutterzelle" ab und ordnen sich in der „Grundsubstanz" zu Zügen und Bündeln,

„indem eine fortwährende Umlagerung der Fibrillen während des Wachstums vor sich geht“. Es kann auf diese Weise zu einer völligen Umwandlung einer „Zelle“ in Fibrillen kommen, die dann noch in zwei oder mehreren Richtungen wie von einem Zentrum ausstrahlen, dem Orte der als solche zugrunde gegangenen Zelle. „Aber auch diese Anordnung verliert sich und die Fibrillen und Fibrillenbündel schließen sich der sonst an der betreffenden Stelle des Gewebes herrschenden Richtung und Lagerung an.“ . . . „Es finden sich im Discus intervertebralis sowohl intra- wie extracellulare Genese der Bindegewebsfibrillen und Uebergänge zwischen beiden.“ (Hansen.)

Auf Grund seiner Beobachtungen kommt Hansen zu dem Schluß, „daß die Grundsubstanzen ebensogut wie die Zellen als ‚lebendig‘ betrachtet werden müssen, d. h., daß sie innerhalb gewisser Grenzen von den Zellen unabhängig ‚formative Tätigkeit‘ entfalten können“, eine Ansicht, zu der ja auch v. Ebner gelangt war. Eine scharfe Sonderung zwischen Zellkörper und Grundsubstanz läßt sich nach Hansen in vielen Fällen unmöglich aufrecht erhalten oder nachweisen. „Ob man sagt, die Zelle ‚scheide‘ an ihrer Oberfläche Grundsubstanz aus oder ‚bilde‘ solche oder ob man sagt, die peripheren Plasmaschichten ‚verwandelten‘ sich in Grundsubstanz oder in ein Vorstadium derselben, so bleibt die Tatsache doch die, daß in einer großen Menge von Fällen irgendwo ein mehr oder weniger umfangreicher, oft direkt nachweisbarer Uebergang aus Protoplasma in Grundsubstanz angetroffen wird.“

Diese Anschauungen Hansens sind nicht unwidersprochen geblieben und auch ich vermag mich für meinen Teil denselben nicht anzuschließen. Ich kann, wie v. Ebner und neuerdings Meves (113), in dem Hansenschen „Ektoplasma“ nichts weiter sehen als eben schon gebildete fibrilläre Grundsubstanz.

Es ist sehr bemerkenswert, daß Flemming, der anfangs der entschiedenste Vertreter der intracellularen Entstehung kollagener Fibrillen war, seine Ansichten später sehr wesentlich modifizierte. „Wenn ich vertrete“, sagt er 1897, „daß die ersten Fibrillen im Leib der Bindegewebszellen selbst, wenn auch möglicherweise immer in ihren peripheren Teilen entstehen, so ist hierunter nicht zu verstehen, daß ich mir denke, Bindegewebsfibrillen müßten immer in eigentlichen Zelleibern gebildet werden. Es scheint in der Tat vielfach gedacht zu werden, daß es in dieser Frage nur eine Alternative gebe: entweder die Fibrillen entstehen in einer Zelle oder außerhalb derselben. So verstehe ich die Sache durchaus nicht. Ich meine vielmehr: es bildet sich im peripheren Teil der Zelle eine fibrillenhaltige Schicht, diese Schicht wird Intercellularsubstanz, wächst an Masse und kann immer neue Fibrillen produzieren, so lange sie eben wächst. Ich denke mir mit anderen Worten die Intercellularsubstanz nicht tot oder doch inert, wie es manche tun, sondern ich denke sie mir als eine von den Zellen produzierte, wohl strukturell und chemisch abgeänderte, aber lebendige Masse, welche längere Zeit das Vermögen behält, Fibrillen zu formen. Ohne diese Annahme ließe es sich, wie mir scheint, gar nicht verstehen, daß man im Wirbeltierkörper vielfach noch in späten Stadien des Wachstums die Fibrillenbündel an Orten in starker Vermehrung findet, wo die Zellen verhältnismäßig spärlich sind.“ In seiner „Histogenese der Stützsubstanzen“ in O. Hertwigs Handbuch der Entwicklungsgeschichte, Jena, G. Fischer, 1912, schloß sich Flemming ganz an Hansen an, dem er das große Verdienst zuschreibt, „der definitive Begründer einer Betrachtungsweise zu sein, welche geeignet ist, den Streit zwischen den Anhängern cellularer und intercellularer Fibrillenbildung zur Versöhnung zu bringen. . . . Diese Anschauung geht dahin, daß die embryonale Bindesubstanzzelle zunächst an ihrer Peripherie eine mantelförmige Anlagerung bildet, Ektoplasma von Hansen genannt, welche durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen ausgezeichnet ist und in welcher sowohl Fibrillenbündel als elastische Fasern entstehen können.“

Als ein Objekt, welches besonders geeignet erscheint um die Unklarheiten, die

über die Art der Abhängigkeit der Bildung der leimgebenden Fibrillen von den Bildungszellen bestehen, in einigen wesentlichen Punkten richtig zu stellen, hat v. Ebner (22) das Zahnbein empfohlen. Er erblickt in demselben „eines der anschaulichsten Beispiele für die Erkenntnis, daß die leimgebenden Fibrillen erst sekundär außerhalb von Zellen in einer Substanz — dem Prädentin — auftreten, das zunächst völlig faserlos ist und in dem dann senkrecht zu der Richtung der Achsen der Bildungszellen, ihrer Fortsätze und Plasmafibrillen, die leimgebenden Fibrillen durch Prägung entstehen und weiter wachsen". Ich werde bei Besprechung der Knochenentwicklung auf diese wichtige Arbeit noch zurückkommen. Im wesentlichen stimmen die Befunde v. Ebners am Zahnbein, wie er selbst sagt, mit den Angaben von Laguesse über das Auftreten der leimgebenden Fibrillen in der Milz der Selachier überein, welcher ebenfalls die Fibrillen in einer häutchenartig ausgebreiteten homogenen Substanz sich differenzieren läßt.

Den wichtigsten Fortschritt auf dem Gebiete der Bindegewebsentwicklung bedeuten meiner Ansicht nach nächst den Arbeiten v. Ebners diejenigen von Meves (113), welche letztere sich allerdings auf ein Objekt beziehen, das, wie schon ältere Autoren hervorgehoben haben, kaum als das günstigste für die Entscheidung der Frage nach der Fibrillenbildung gelten kann. Es handelt sich um die Sehnenentwicklung an den Unterextremitäten von Hühnerembryonen. Schon früher (1908) hatte Meves gezeigt, daß in sämtlichen Zellen junger Embryonen eigentümliche fädige Gebilde sichtbar sind, die er als „Chondriokonten" bezeichnete. Aus diesen leitete er die verschiedensten Faserstrukturen her, wie die Plasmafasern der Epidermiszellen, die Fibrillen der glatten und quergestreiften Muskeln, die Neurofibrillen und endlich auch die Bindegewebsfasern. Dieselben Chondriokonten sollen aber auch die mannigfachen chemischen Produkte des Zellstoffwechsels, wie z. B. Sekretgranula, Fett, Pigment und Dotterkörner liefern und wären demnach die eigentlichen plastischen Zellorgane („Plastokonten"). Wie man sich aber auch zu dieser Frage stellen mag, jedenfalls sind die tatsächlichen Befunde von Meves über die Entwicklung der Sehnenfibrillen von großem Interesse.

Ursprünglich (Hühnerembryo von 6 Tagen) findet man eine Sehne zusammengesetzt aus dicht aneinander liegenden länglichen Zellen, welche mit ihrer Längsachse parallel der Achse der Sehne gelagert sind; sie hängen miteinander zusammen und lassen bei Färbung mit Eisenhämatoxylin im Innern die (schwarzen) Chondriokonten erkennen (Fig. 254). Sobald (durch Färbung mit Fuchsin S) die ersten Bindegewebsfibrillen sichtbar werden, liegen sie den Zellkörpern so dicht an, daß sie mit der Zelloberfläche zusammenfließen und als rote Randkonturen der Zelle erscheinen (Fig. 254a). Die älteren Fibrillen dagegen verlaufen meist frei zwischen den Zellen. Alle Fibrillen, auch die jüngsten, sind nicht gerade, sondern wellig und zwar die etwas älteren stärker als die jüngeren. Auf eine Beziehung dieser neu auftretenden Fibrillen zu den Chondriokonten schließt Meves hauptsächlich aus dem Umstande, daß diejenigen derselben, „welche schon vorher länger und mehr gerade erscheinen, zum Teil an die Zelloberfläche verlagert sind und zwar so, daß ihre Richtung der Längsachse der Sehne parallel ist". Ueber die Beziehungen zwischen Zellen und Fibrillen geben dann namentlich auch Querschnitte gute Aufschlüsse (Fig. 254 d, e, f). Man erkennt an solchen ein System von Lücken zwischen den Zellen. Doch sind diese nur selten auf allen Seiten von einem Spaltraum umgeben; meist stoßen sie mit einem Teil ihres Umkreises an Nachbarzellen an, ohne daß man Grenzen wahrnimmt. Die Querschnittsfläche erscheint wie übersät mit schwarzen Punkten (Querschnitte von Chondriokonten), die teils im Innern der Zellen, teils auf ihrer Oberfläche liegen. Auf dieser erscheinen aber gleichzeitig auch rote Punkte, deren Durchmesser zunächst dem der Chondriokonten entspricht. Dies sind die Querschnitte von jungen kollagenen Fibrillen. Während diese bei ihrem ersten Auftreten der Zelloberfläche immer dicht angeschmiegt sind

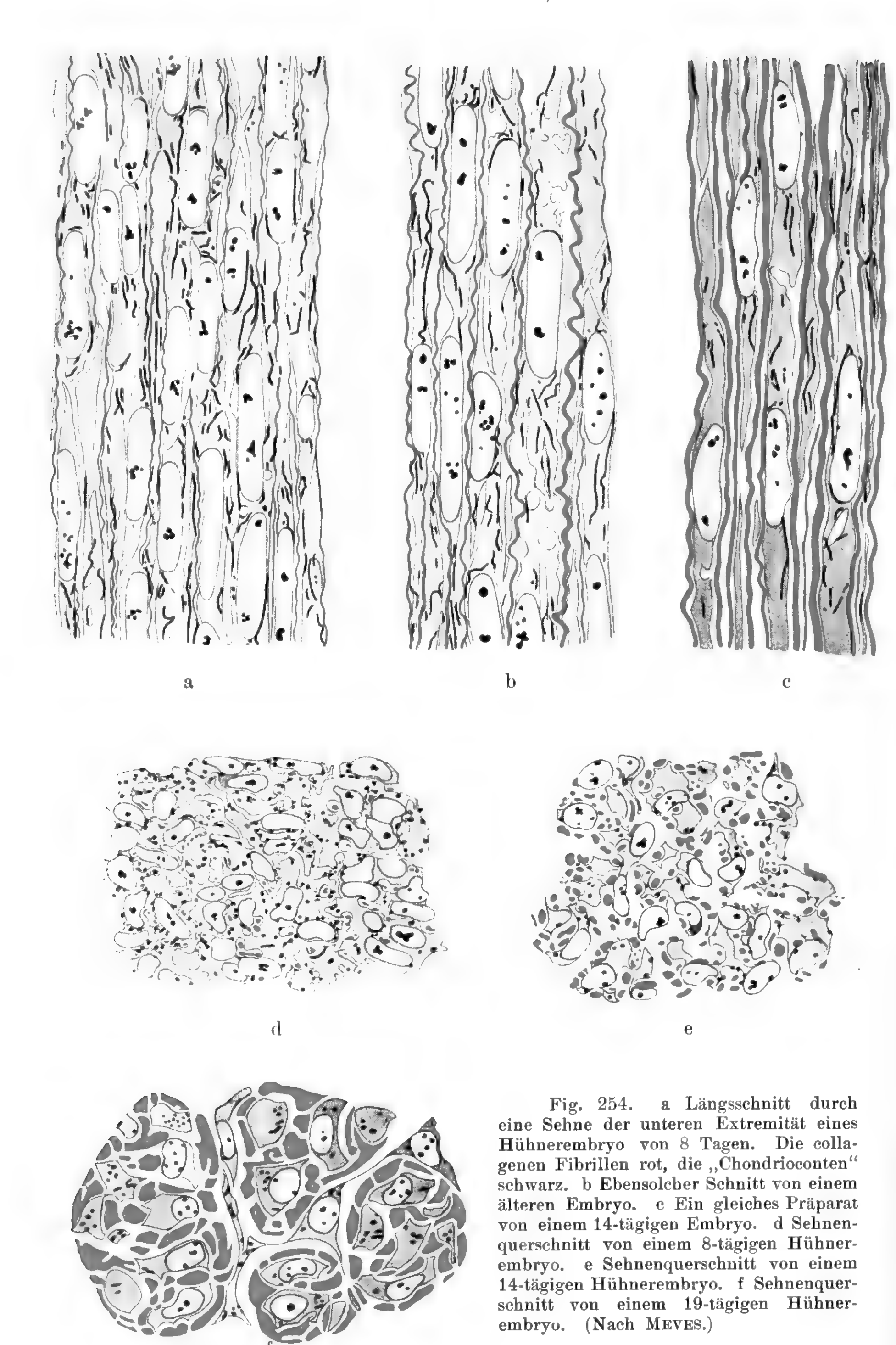


Fig. 254. a Längsschnitt durch eine Sehne der unteren Extremität eines Hühnerembryo von 8 Tagen. Die collagenen Fibrillen rot, die „Chondrioconten“ schwarz. b Ebensolcher Schnitt von einem älteren Embryo. c Ein gleiches Präparat von einem 14-tägigen Embryo. d Sehnenquerschnitt von einem 8-tägigen Hühnerembryo. e Sehnenquerschnitt von einem 14-tägigen Hühnerembryo. f Sehnenquerschnitt von einem 19-tägigen Hühnerembryo. (Nach MEVES.)

und manchmal förmlich in das Plasma eingedrückt erscheinen, sieht man sie später unter gleichzeitiger sehr beträchtlicher Dickenzunahme frei in den Spalten und Lücken zwischen den Zellen liegen (Fig. 254 e). Das eben erwähnte Wachsen der Fibrillen in die Dicke bezieht MEVES nicht etwa auf Neubildung von den Zellen her, sondern auf ein selbständiges Wachstum der Fasern. Zwar treten anfangs noch Nachschübe neuer Fibrillen auf. Diese werden aber immer spärlicher und hatten bei einem 14-tägigen Embryo schon fast ganz aufgehört. „Die Massenvermehrung der kollagenen Substanz in den Sehnen des Mittelfußes beim Hühnchen beruht von jetzt an ausschließlich auf eigener ‚formativer Tätigkeit' der Fibrillen. Dementsprechend sieht man nirgends mehr weder Chondriokonten noch junge Fibrillen auf der Zelloberfläche liegen (Fig. 254 f). Wenn jemand ausschließlich die Mittelfußsehnen von mehr als 14-tägigen Hühnerembryonen studieren würde, wäre es ihm unmöglich, überhaupt irgendwelche Anzeichen von cellulärer Fibrillenbildung zu entdecken."

MEVES glaubt aus seinen Beobachtungen schließen zu dürfen, daß die Bindegewebfibrillen aus jenen im Innern der Bildungszellen gelegenen Fädchen, die er Chondriokonten nennt, sich entwickeln. „Die Chondriokonten werden zunächst epicellular; sie ändern dann ihre chemische Beschaffenheit, indem sich ihre Substanz in eine solche umwandelt, welche weder durch Eisenhämatoxylin, noch durch Fuchsin färbbar ist; auf diesem Stadium treten diejenigen von ihnen, welche in einer Reihe liegen, untereinander mit ihren Enden in Verbindung. An der Bildung einer Fibrille beteiligen sich zahlreiche Zellen (alle diejenigen, denen ihr Verlauf fest anliegt), indem jede einen Fibrillenabschnitt liefert. (Es verhielte sich also etwa ähnlich, wie bei der Bildung der Spongienfasern bei *Reniera* nach LOISEL, vgl. p. 609.) Die Fibrillen ändern dann zum zweiten Male ihre chemische Beschaffenheit, indem sie eine intensive Färbbarkeit für die Kollagenfarbstoffe gewinnen. Schließlich werden sie von den Zellen frei und kommen in den Spalträumen zwischen ihnen zu liegen."

Man kann nicht sagen, daß dieser Bildungsgang von MEVES wirklich bewiesen worden wäre und er selbst hält „die Kette der Beweise" insofern nicht für geschlossen, „als in den Figuren die Chondriokonten als getrennte Fadenstücke, die jungen Bindegewebsfibrillen dagegen von vornherein kontinuierlich erscheinen". Das Fehlen von Uebergangsstadien wird durch die Annahme zu erklären versucht, daß die Fasern gerade in den betreffenden Stadien nicht färbbar seien. Es gibt aber meiner Ansicht nach noch eine ganze Reihe anderer, sehr schwerwiegender Bedenken gegen die Theorie von MEVES. Zunächst scheint es mir sehr bedenklich, einen zweifachen Ursprung der kollagenen Fibrillen anzunehmen, indem ihre erste Entstehung ins Innere der Zellen verlegt wird, während sie später, und zwar ihrer Hauptmasse nach in der die Zwischenräume der Zellen erfüllenden Intercellularsubstanz, durch „eigene formative Tätigkeit" sich bilden sollen. Wie sich MEVES eigentlich diese in so ausgiebigem Maße erfolgende Vermehrung der Fibrillen denkt, ist nicht klar ausgesprochen, er scheint sie aber sozusagen als lebende und selbständig vermehrungsfähige Teile der Zellen im Gegensatz zu der ungeformten Zwischensubstanz aufzufassen, die, „soweit sie nicht schon vorher vorhanden ist, nach Art eines Sekretes von den Zellen abgeschieden wird". Als eine sichere Tatsache darf es gelten, daß MEVES unzweifelhafte, durch ihre Reaktionen als solche charakterisierte kollagene Fibrillen im Innern der Bildungszellen niemals gesehen hat; stets lagen solche, sobald sie erkennbar wurden, der Zelloberfläche an und nahmen dann sehr bald eine intercellulare Lage ein. Es scheint mir daher auch bei Berücksichtigungung aller Umstände viel wahrscheinlicher, daß auch schon die allerersten Fibrillen außerhalb der Zellkörper wohl aber mit diesen in inniger Berührung entstehen. Wie sich nun die Dinge weiter gestalten, ob die in die Intercellularsubstanz gelangten Fibrillen sich hier selbständig, etwa durch Längsteilung, vermehren oder nur in irgendeiner Weise aus der Zwischensubstanz ausgeschieden werden, ob hierbei, wie MEVES annimmt, die Zellen gar nicht

mehr beteiligt sind, oder ob dieselben dauernd an ihrer Oberfläche Fibrillensubstanz bilden, das sind alles Fragen, welche noch der Entscheidung harren. Von chemischen Gesichtspunkten aus scheint es mir kaum zulässig, den fertigen kollagenen Fibrillen im strengen Sinne ein Eigen- oder Sonderleben zuzuschreiben und ich befinde mich hier in Uebereinstimmung mit Weigert, der schon vor Jahren Flemming gegenüber betonte, daß es sich bei den Intercellularsubstanzen in der Hauptsache um Albuminoide handelt, die man an sich wohl nicht als lebendige Substanz ansehen könne, zu deren Charakterisierung in erster Linie Eiweißkörper gehörten. Ich bin in der Tat der Meinung, daß man eine fertig entwickelte kollagene oder elastische Faser ebensowenig als „lebendig" bezeichnen kann, wie etwa eine fertige Chitin- oder Sponginfaser oder wie ein Celluloseteilchen, welches in die Zusammensetzung einer pflanzlichen Zellmembran eingeht. Das schließt aber nicht aus, daß man eine Membran oder andererseits eine Intercellularsubstanz in ihrer Gesamtheit, wenigstens in einem gewissen Entwicklungsstadium, als lebendig bezeichnen dürfte, denn hier handelt es sich um eine komplex zusammengesetzte Masse, die mit lebendiger Substanz in stetem Wechselverkehr steht und solche vielleicht oft auch noch einschließt. Wir haben, von der jugendlichen Pflanzenzellmembran ganz abgesehen, im vorhergehenden schon zahlreiche Beispiele für die Wachstumsfähigkeit solcher Membran- und Skelettbildungen kennen gelernt. Ich kann also nicht glauben, daß die kollagenen Fibrillen bei der Bindegewebsentwicklung sich sozusagen aus sich selbst heraus vermehren, sondern denke mir den Vorgang vielmehr so, daß die Substanz, aus der sie sich bilden oder die sich in sie umwandelt (Präkollagen), von den Bildungszellen an ihrer Oberfläche nach Art eines Sekretes ausgeschieden wird, aus dem dann die Fibrillen, vielleicht noch unter dem direkten Einfluß der Zellen „ausgeprägt" werden. Bei der Sehnenentwicklung vollzieht sich diese „Prägung", wie es schon Rollett ausdrückte, in so großer Nähe der Zellen, daß man an eine solche unmittelbare Beeinflussung wohl denken möchte. Doch gibt es auch Fälle, wo Fibrillenbildung noch in großer Entfernung von den Zellen stattzufinden scheint (vgl. später den Abschnitt Knorpelgewebe).

Was nun den Vorgang der „Prägung" der Fibrillen im einzelnen betrifft, so kann ich nichts Besseres tun, als die Aeußerungen des auf unserem Gebiete am meisten verdienten Forschers, V. v. Ebners, wiederzugeben. „Ob man sich", sagt er (22), „vorstellen darf, daß die leimgebenden Fibrillen aus der präkollagenen Substanz sich in der Weise ausscheiden, wie dies beim Festwerden einer kolloidalen Flüssigkeit nach den Untersuchungen von Quincke durch Sonderung einer wasserarmen und einer wasserreichen Lösung und weiterhin durch Ausscheidung fester Teile unter Wirkung von Oberflächenspannungen an der Grenze der ungleichen Flüssigkeiten stattfindet, wobei orientierte Dilatationen für die Richtung der ausgeschiedenen festen Substanz in Form von Fibrillen bestimmend sind, muß dahingestellt bleiben. Bei der Unkenntnis über die physikalisch-chemische Beschaffenheit der präkollagenen Substanz und dem zeitlichen Verlauf der Fibrillenbildung ist es schwer darüber zu urteilen." . . . . „Man kann aber auch eine andere, mehr vitalistische Auffassung für wahrscheinlich halten, nämlich, daß die ausgeschiedene Grundsubstanz, das Präkollagen, eine lebende Substanz ist . . . . das zweifellos festgestellte Längenwachstum der Fibrillen könnte man dann durch Apposition immer neuer Substanz an den Enden erklären und sich vorstellen, daß die Faserbildung unabhängig von den Oberflächenspannungen heterogener Teile in der Matrix und unabhängig von Druck und Zug der Umgebung rein durch die ererbte Selbstdifferenzierung lebender Substanz zustande komme, mit einem Worte: resigniert gestehen, daß die Faserbildung als eine elementare, nicht weiter in ihren Bedingungen analysierbare Lebenstätigkeit anzusehen sei." v. Ebner ist nicht der Meinung, daß eine solche Resignation geboten sei und glaubt, „daß sich in den mannigfaltigen Erfahrungen, welche G. Quincke über das Festwerden von Flüssigkeiten gesammelt hat, An-

knüpfungspunkte finden, um den Vorgang der Fibrillenbildung als einen direkt chemisch-physikalischen Prozeß aufzufassen".

„Zweifellos ist die als Präkollagen (resp. Prädentin) von rein morphologischem Standpunkte bezeichnete Substanz, in der sich die leimgebenden Fibrillen bilden, kein chemisches Individuum, keine einfache Vorstufe des chemisch definierten Kollagens, sondern ein Gemenge verschiedenartiger chemischer Individuen, ganz analog der pflanzlichen Zellhaut, die, wie zuerst WIESNER scharf hervorhob, keineswegs nur aus Cellulose, sondern noch aus einer Reihe anderer chemischer Verbindungen besteht. Wenn aber die Vorstufe der fibrillären Bindesubstanz aus Lösungen verschiedenartiger chemischer Individuen besteht, so können möglicherweise bei der Ausscheidung fester Teile Oberflächenspannungen an der Berührungsfläche wasserreicher und wasserarmer Teile der Lösung auftreten, welche direkt zur Fibrillenbildung führen. Faserartige Ausscheidungen hat QUINCKE an Kolloiden vielfach beobachtet (128a) und selbst bei der von ihm gründlich studierten Eisbildung spielen faserartig angeordnete Erstarrungen reinen Wassers innerhalb von Schaumwänden von salz- oder lufthaltigem oder zufällige, niemals absolut fehlende Verunreinigungen enthaltendem Wasser eine große Rolle. Besonders auffällig ist die Tatsache, daß minimale Beimengungen von Salzen in Milliontelprozenten schon wesentlich die Erstarrungsformen beeinflussen, die außerdem in ihrer Orientierung von äußeren Umständen, der Form des Gefäßes, der Schwere etc. abhängen. Es ist daher die Möglichkeit naheliegend, daß die so weit verbreiteten und aus den verschiedensten chemischen Materialien gebildeten Fibrillen (Cellulose, Chitin, Kollagen etc.) durch chemisch-physikalische Kräfte ohne spezifische Lebensvorgänge aus einer Muttersubstanz geprägt werden, da in allen diesen Fällen in einer von Zellen ausgeschiedenen Substanz und nicht in den Zellen selbst, als inneres Differenzierungsprodukt des lebenden Protoplasmas, die Fibrillen auftreten." (V. EBNER.)

Diesen vortrefflichen, sehr hoffnungsreichen Erörterungen V. EBNERS habe ich nichts weiter hinzuzufügen als den Wunsch, es möchten recht bald Untersuchungen in die Wege geleitet werden, welche die ausgesprochenen Möglichkeiten durch einschlägige Experimente zu prüfen unternehmen. Ich bin mit V. EBNER durchaus der Meinung, daß die Entstehung der Fibrillen an der Oberfläche der Zellen oder auch in weiterer Entfernung von denselben ein physikalisch-chemisches Problem darstellt und auch wohl in diesem Sinne seine Lösung finden wird. Vielleicht läßt sich die Fibrillenbildung am ehesten mit der Fibringerinnung vergleichen, bei der es ja, wie schon RANVIER gezeigt hat, auch zur Ausscheidung sehr langer gleichmäßig dicker Fäden kommt, die sich allerdings in den verschiedensten Richtungen durchkreuzen. Jedenfalls müßte man dann aber immer wieder den Zellen einen maßgebenden Einfluß auf die Orientierung der neugebildeten Fasern oder ihrer Keime zuschreiben. Erinnert man sich der Verhältnisse, wie sie bei Selachier-Embryonen in der Cutis gegeben sind (vgl. p. 935 f.), wo zwischen je zwei gekreuzt-faserigen Lagen eine Schicht von Bildungszellen liegt, so müßte man diesen letzteren abwechselnd die Fähigkeit zuschreiben, die Abscheidung der Fibrillen aus einem vielleicht zunächst ganz homogenen kolloidalen Sekret in irgendeiner Weise derart zu beeinflussen, daß sie einmal in der einen und dann wieder in dazu senkrechter Richtung, ähnlich wie Kristalle, „anschießen". Ich glaube in der Tat, daß der ganze Vorgang am ehesten einem Kristallisationsprozeß zu vergleichen ist, und daß es sich weniger um ein Wachstum der Fibrillen durch Intussusception, als vielmehr um ein solches durch Apposition von den Enden her handelt. Das Längenwachstum der Faser ist jedenfalls die am meisten charakterisierte Erscheinung. Auch HANSEN (50, p. 719) spricht von der „an eine Auskristallisation sehr erinnernden Bildung von Knorpelfibrillen". Wenn, wie bei der Chordascheide, nur eine Zellenlage vorhanden ist, dann würde es sich bei deren Elementen, wie etwa bei den chitinogenen Zellen, den

Bildungszellen des Tunicatenmantels oder auch jenen der Schneckenschalen um einen rhythmischen Funktionswechsel handeln, indem in regelmäßigen Intervallen die räumliche Anordnung der Faseranlagen sich in gesetzmäßiger Weise ändert. Daß aber außerdem, wie durch v. EBNER für die Chordascheide, durch MEVES für die Sehne festgestellt ist, eine ausgiebige Fibrillenvermehrung auch noch in Schichten stattfindet, die mit den Zellen nicht mehr in direkter Berührung stehen, ließe sich auch ohne die höchst unwahrscheinliche Annahme einer aktiven Längsspaltung vielleicht verstehen, wenn man die Annahme macht, daß die Zellen fortdauernd gelöstes Bildungsmaterial (Präkollagen) nachliefern, aus dem sich dann unter dem Einfluß der schon bestimmt gelagerten Fibrillen in gleicher Ordnung neue bilden. In diesem Sinne steht also auch deren Entstehung noch unter dem Einfluß der Zellen. „Dieser Einfluß kann aber, wie SCHAFFER (142) bemerkt, in solchen Fällen nur eine Art Fernwirkung sein, indem die Zellen durch einen Sekretionsvorgang, den wir mikroskopisch bis jetzt noch nicht verfolgen können, das Material zum Auf- und Anbau neuer Grundsubstanz liefern.“

E. Elastisches Gewebe (gelbes Bindegewebe).

Fast in jedem Bindegewebe werden nach Behandlung mit Essigsäure oder beim Kochen glattrandige, stark lichtbrechende Fasern zwischen den durchsichtigen gequollenen leimgebenden Faserbündeln sichtbar, die oft geschlängelt verlaufen. Sie unterscheiden sich von den Bindegewebsfibrillen nicht nur durch die Resistenz gegen die erwähnten Eingriffe, sondern auch dadurch, daß sie eine große Neigung haben, sich zu verzweigen und Netze zu bilden. Diese Fasern treten bald nur in geringer Menge im Bindegewebe auf und sind dann meist zylindrisch fein, spärlich verzweigt und umfassen nur lange große Maschenräume oder sie sind in größerer Anzahl vorhanden, verzweigen sich vielfach und stellen dann oft dichte zierliche Netze dar. Es können aber auch die einzelnen Fasern viel dicker werden, oft verbreitern sie sich dann zu flachen Balken, die mit ebensolchen oder feineren aus der Verzweigung der Balken hervorgehenden Fasern sich zu einem sehr charakteristischen Netz verbinden (Cutis, Lungen). An einzelnen Stellen, z. B. im Nackenbande der Säugetiere, in den gelben Bändern der Wirbelsäule, in der Tunica elastica der Arterien treten die elastischen Fasern in solcher Masse auf, daß man von einem selbständigen elastischen Gewebe sprechen kann. Dann sind die Fasern meist dick und vielfach unter spitzen oder mehr stumpfen Winkeln verzweigt und verbunden, so daß nur enge, längliche oder aber kleine runde oder ovale Maschen zwischen denselben übrig bleiben. Oft auch erscheinen die Balken sehr verbreitert oder untereinander verschmolzen zu elastischen Platten oder zu Häuten, die von scharfrandigen Löchern durchbrochen werden (gefensterte Membranen der großen Arterien; vgl. hierzu SCHIEFFERDECKER und KOSSEL, Gewebslehre, Bd. 1, 1891, p. 271 ff.).

Nach den Untersuchungen von MALL (105) scheint elastisches Gewebe sich nur bei solchen Wirbeltieren zu finden, welche ein knöchernes Skelett haben und fehlt anscheinend vollkommen bei wirbellosen Tieren. Auch KÖLLIKER (76, 78) betont, daß elastisches Gewebe bei Wirbellosen „selten“ sei; „ob die hier vorkommenden elastischen Bänder, wie z. B. die Muscheln, der Interarticularsubstanz von *Penta-*

crinus anatomisch und chemisch mit dem elastischen Gewebe der höheren Tiere übereinstimmen", erscheint ihm fraglich. Als ganz zweifelhaft muß die Angabe KRUKENBERGS (Vergleichend-physiologische Vorträge IV. p. 229) gelten, wonach die organische Grundlage der Pennatulidenachsen (bei *Fusculina* und *Halisceptrum gustavianum*) aus elastischer Substanz besteht.

1. Funktionelle Strukturen.

Wie bei dem weißen (kollagenen) Bindegewebe, so finden wir auch bei dem gelben (elastischen) Bindegewebe eine Fülle der interessantesten funktionellen (trajektoriellen) Strukturen, von denen im folgenden nur eine kleine Auswahl Berücksichtigung finden kann. Ich halte mich dabei hauptsächlich an die vortreffliche Darstellung, welche TRIEPEL (166—171) gegeben hat. Die große funktionelle Bedeutung dieser Gewebeform ergibt sich schon aus der großen, man könnte fast sagen allgemeinen Verbreitung derselben, denn mit Ausnahme des Glaskörpers und des Zentralnervensystemes gibt es kaum ein Organ des entwickelten Wirbeltierkörpers, in dem elastisches Gewebe ganz fehlt; freilich ist die Anordnung seiner Elemente in den meisten Fällen eine so komplizierte, andererseits aber unser Wissen betreffs der mechanischen Beanspruchung der meisten Organe noch so unvollkommen, daß es vorläufig meist unmöglich erscheint, die Strukturen zu deuten. Wie die kollagenen werden auch die Fasern des „gelben Bindegewebes" so gut wie ausschließlich auf Zug beansprucht, wobei die Zugrichtung mit der Faseraxe zusammenfällt. Es gibt allerdings auch Flechtwerke von Fasern, die dazu bestimmt sind, einen Druck, der senkrecht zur Achse der Fasern wirkt, aufzunehmen (Cutis). Indessen erscheint es fraglich, „ob die bestimmte Anordnung der Fasern nicht in erster Linie auf dehnende Einwirkungen zurückgeführt werden muß und die Tatsache, daß sie einem Druck, der sie senkrecht zu ihrer Richtung trifft, Widerstand leisten können, eine mehr zufällige Begleiterscheinung ist' (TRIEPEL). Am einfachsten gestalten sich die Verhältnisse bei den Bändern, deren typische Beanspruchung in einem in ihre Längsrichtung fallenden Zug besteht. Solche bestehen meist aus parallelen Fasern und stellen, wie z. B. das Nackenband des Rindes, oft sehr mächtig entwickelte Bildungen dar. „Die Fasern, aus denen Bänder bestehen und zwar sowohl die gelben, wie die kollagenen, setzen Biegungen und Knickungen einen so geringfügigen Widerstand entgegen, daß bei einer Entfernung der Befestigungspunkte stets ein Zug resultiert, gleichviel in welcher Richtung sie sich voneinander entfernen, während bei einer Annäherung der Befestigungspunkte von dem Auftreten merklicher Spannungen nicht die Rede sein kann, ja oft wird während der Annäherung überhaupt nur ein Ausgleich einer vorangegangenen Dehnung stattfinden." Entsprechend der sehr einfachen Beanspruchung des Nackenbandes durch Zug, welcher in der Hauptsache durch die Schwere des Kopfes bedingt wird, zu der sich bei Beugung des Kopfes noch die Wirkung der Beugemuskeln addiert, ist auch der Bau des Bandes ein äußerst einfacher. Beim Rinde, dessen Hals einer kranartigen Konstruktion gleicht, wobei die Halswirbelsäule die Strebe, das Ligamentum cervicis das Zugband und der Kopf die angehängte Last darstellen, ist die gelbe Bindegewebssubstanz in Form von dicken parallelen Fasern angeordnet, die vielfach miteinander in Verbindung treten, indem sie

unter spitzem Winkel zusammenstoßen, der aber immer so klein ist, daß keine merkliche Abweichung von der axialen Faserrichtung besteht. Triepel betont ausdrücklich, daß es sich hier nicht etwa um „Abscherungsfasern“ handelt, bestimmt eine Verschiebung benachbarter Längsstreifen des Organes zu verhüten, sondern um eine „vorläufig nicht auf ihre Ursachen zurückzuführende Eigentümlichkeit der gelben Bindesubstanz“.

Eine sehr ausgeprägt trajektorielle Anordnung elastischer Fasern findet sich in den Bändern des Kehlkopfes und namentlich das Ligamentum vocale bietet sehr interessante Verhältnisse. Auch seine wichtigste Beanspruchung besteht in einem Zug, der in seiner Längsrichtung wirkt und der durch die Tätigkeit des M. cricothyreoideus und des M. cricoarytaenoideus post. bedingt wird. Dementsprechend nehmen die elastischen Fasern im Hauptteil des Stimmbandes einen sagittalen, d. h. der Hauptrichtung des Bandes folgenden Verlauf. Man sieht an Horizontalschnitten nur sehr wenig schräg verlaufende Faserverbindungen. „Die Bandfasern kommen von der medialen und lateralen Seite des Aryknorpels her und bevor sie in die sagittale Richtung umbiegen, durchkreuzen sie sich zum großen Teil vor dem Processus vocalis. Reinke (134) findet, daß die Fasern ebenso, wie es bei den Culmannschen Trajektorien der Fall ist, sich unter rechten Winkeln schneiden und sieht darin eine Stütze für seine Annahme, daß sie auch hier funktionell angeordnet sind.“ Triepel hegt in dieser Beziehung Bedenken (l. c. p. 69).

Viel komplizierteren Verhältnissen begegnen wir bei der Gefäßwand und zwar verschieden bei Arterien und Venen. Die Spannung einer Arterienwand hängt im wesentlichen von drei verschiedenen Faktoren ab, einmal dem im Gefäß herrschenden Innendruck, dann der Längsspannung des Gefäßes und endlich den Lageveränderungen, die benachbarte Teile erfahren. Da durch diese letzteren die Lage der Trajektorien in der mannigfachsten Weise beeinflußt werden kann, so empfiehlt es sich, zum Ausgangspunkt der Betrachtungen Arterien zu verwenden, deren Wand dem Einfluß äußerer Einwirkungen gänzlich entzogen ist, so daß ihre Spannung im wesentlichen nur von den Druckverhältnissen abhängt (Gehirnarterien). Triepel (l. c.) hat die Anordnung der elastischen Elemente in der Wand der Gehirnarterien verschiedener Tiere und des Menschen einer eingehenden Untersuchung unterzogen (170, 171). Von seinen Resultaten soll im folgenden nur das Wichtigste mitgeteilt werden. Die Arterien des Gehirns unterscheiden sich von anderen etwa gleich großen Arterien des Körpers in bezug auf elastisches Gewebe durch folgende 3 Eigentümlichkeiten: 1) ein ganz besonders starkes Hervortreten der inneren elastischen Haut, 2) eine sehr geringe Entwicklung elastischen Gewebes in der Ringmuskelschicht und 3) ein auffallendes Zurücktreten elastischer Längsfasern. „Beim Kaninchen findet sich in den größeren Gehirnarterien eine durchaus homogene Membran, die von dicht stehenden äußerst kleinen Fenstern durchsetzt ist; davon, daß die Membran aus einer Zusammensetzung von Fasern hervorgegangen wäre, ist nichts zu sehen und die Anordnung der Fenster bzw. der zwischen ihnen gelegenen Membranstreifen gibt auch keinen Grund zu einer solchen Annahme. Wir haben es mit der Insubstantiierung einer trajektoriellen Fläche zu tun. Trajektorien, die in ihr verlaufen, sind nicht verkörpert. In kleineren Arterien tritt an Stelle der Membran

ein dichtes Gitter, das aus längsverlaufenden, also trajektoriell angeordneten Fasern besteht. Benachbarte Fasern können sich — ganz wie beim Nackenbande — unter sehr spitzen Winkeln vereinigen. Beim Pferde liegt unter dem Endothel eine größere Anzahl paralleler Lamellen, deren stärkste an die Ringmuskelschichte grenzt und deutlich gefenstert ist. Die Lamellen entsprechen trajektoriellen Flächen. Beim Schwein und Rind tritt schon in den größeren Gehirnarterien an die Stelle der Membran ein aus dichtstehenden längsverlaufenden Fasern bestehendes Gitter.“ (TRIEPEL.) Die Ringmuskelschicht enthält überall zirkuläre elastische Fäserchen, die aber meist sehr spärlich und hier und da durch radiäre Fasern miteinander verbunden sind. Es handelt sich also in der Ringmuskelschicht um ein aus sehr feinen elastischen Fasern bestehendes Netz. Sowohl zirkuläre wie longitudinale und radiäre Fasern sind insubstantiierte Trajektorien, von denen aber nur den beiden ersteren eine mechanische Bedeutung zugeschrieben werden kann. In der Externa, deren Grundlage wesentlich aus kollagenen Fasern besteht, finden sich immer zirkuläre und longitudinale, also trajektoriell angeordnete elastische Fasern, deren Menge und Stärke in den einzelnen Fällen sehr wechselt. Bald überwiegen die zirkulären (Kaninchen), bald die longitudinalen (Rind). Sehr gering ist ihre Zahl beim Hund und namentlich beim Schwein.

Unter der für die Gefäßwand allerdings nicht zutreffenden Voraussetzung vollkommener Homogenität und wenn ferner die Wanddicke gegenüber dem Radius des Rohres vernachlässigt werden kann, lassen sich die Wandspannungen (axiale und tangentiale) berechnen, und TRIEPEL hat für die zirkuläre (tangentiale) Spannung einer homogenen Gefäßwand die Formel $\sigma x = \frac{pr_1}{d}$, für die axiale $\sigma y = \frac{pr_1}{2d}$ abgeleitet, worin p den auf der Flächeneinheit lastenden Gewichtsdruck, r_1 den inneren Radius und d die Dicke der Wand bedeuten. Die axiale Spannung ist demnach halb so groß wie die tangentiale. Als Ausdruck der ersteren hat man die Verlängerung einer Arterie unter dem Einfluß einer Druckerhöhung anzusehen. In Wirklichkeit herrscht die größte Spannung an der inneren Seite der Arterienwand, eine Tatsache, die ihren schärfsten Ausdruck in dem Vorhandensein einer Membrana flava (Elastica) interna findet. Demungeachtet wird man annehmen dürfen, „daß im allgemeinen die zirkulären Spannungen erheblich größer sind als die longitudinalen“. „Ist dies richtig, so müßte man erwarten, in der Gefäßwand viel mehr zirkulär als longitudinal verlaufende Gewebselemente zu finden. Dieser Forderung genügt zunächst die Anwesenheit der Ringmuskulatur. Ferner interessiert hier, daß beim Menschen und einigen Tieren die zirkulären gelben Bindegewebselemente eine bevorzugte Ausbildung erfahren haben. Sehr auffallend ist dagegen das starke Ueberwiegen der gelben Längsfasern in den Gehirnarterien des Rindes und auch des Schweines. Es deutet darauf hin, daß bei diesen Typen die axiale Kraft verhältnismäßig groß ist. Das kann aber nur dadurch bedingt sein, daß die Längsspannung sehr ins Gewicht fällt oder, wenn man so will, der Blutdruck verhältnismäßig klein ist. Offenbar wirken in diesem Sinne die Wundernetze, die beim Rind und Schwein in die arterielle Blutbahn eingeschaltet sind.“ (TRIEPEL.) Sehr viel verwickelter gestaltet sich die Beanspruchung der meisten anderen Arterien des Körpers,

so daß es vorläufig kaum möglich erscheint, den Verlauf der Trajektorien festzustellen. Mit Wahrscheinlichkeit ist anzunehmen, daß die konzentrischen elastischen Membranen in der Wand der großen, dem Herzen nahe gelegenen Arterien insubstantiierten trajektoriellen Flächen entsprechen und auch die konzentrischen und longitudinalen elastischen Fasern der Externa dürften trajektorielle Strukturen darstellen (Triepel).

Das Verhalten des elastischen Gewebes im Herzen hat Seipp (152) sehr genau untersucht und unter anderem gefunden, daß es in der Wand der Vorhöfe sehr viel reicher entwickelt ist als in den Ventrikeln. Die funktionelle (trajektorielle) Struktur tritt am deutlichsten an den Klappen hervor. Beim Schluß derselben werden sie von Zugkräften beansprucht, die an der Stelle des Klappenansatzes angreifen und in jedem Punkte tangential zum benachbarten Teil der Klappe gerichtet sind (bei den Atrioventricularklappen kommt der Zug der Chordae tend. hinzu) und ferner von Druckkräften, die vom Blutdruck geliefert werden. Der Druck wirkt senkrecht zur Klappenoberfläche und die beiden Systeme von Zugtrajektorien verlaufen im allgemeinen parallel zu ihr (Triepel). Nach Seipp (l. c.) findet sich (beim Neugeborenen) auf den Atrioventricularklappen im Vorhofsendocard nahe dem Insertionsrande eine oberflächliche Schicht elastischer Fasern, die strahlenförmig gegen den freien Klappenrand gerichtet sind und eine tiefere Schicht zirkulärer Fasern. Die Semilunarklappen besitzen beim Neugeborenen an ihrer (konvexen) Ventrikelseite, die nach Kölliker und Seipp stärker beansprucht ist, eine feine elastische Membran, die inmitten von zirkulären und besonders radiären Fäserchen liegt. Entsprechend dem Umstande, daß bei den Atrioventricularklappen wieder die konvexe, d. h. die Vorhofsfläche stärker beansprucht ist, findet man sie ebenfalls stärker mit elastischen Elementen ausgestattet.

Während Sehnen im allgemeinen sehr arm an elastischen Fasern sind, gibt es doch Ausnahmefälle und Smirnow (155a) hat bei den verschiedensten Tieren an verschiedenen Körperstellen aus elastischem Gewebe bestehende Sehnen quergestreifter Muskeln gefunden und als biologisches Gesetz für die Wirbeltiere den Satz aufgestellt: „In allen den Fällen, in denen die quergestreiften Muskelfasern nicht in direkte Beziehung zum knöchernen oder knorpeligen Skelett treten, in denen sie sich an andere, mehr weiche Formen des Bindegewebes anheften, bestehen ihre Sehnen aus rein elastischem Gewebe oder es ist ihnen wenigstens eine mehr oder weniger große Menge elastischer Fasern beigemengt.“ Kahn (74a), der die sonderbaren „Inscriptiones elasticae“ der schiefen Bauchmuskeln der Frösche näher untersuchte, konnte die Angaben Smirnows durchaus bestätigen. Elastische Sehnen finden sich übrigens auch in der Flughaut der Fledermäuse.

2. Physikalische Eigenschaften.

a) Elastizität.

In physikalischer Beziehung unterscheidet sich die in Rede stehende Gewebsform, wie die hergebrachte Bezeichnung zum Ausdruck bringt, von dem kollagenen Bindegewebe vor allem durch ihre Fähigkeit, sehr große Formveränderungen wieder völlig auszugleichen, d. h. durch ihre Elastizität. „Als ausschlaggebend für die Wahl der

Bezeichnung wird dabei gewöhnlich die Weite der Elastizitätsgrenzen, die Elastizitätsbreite oder die elastische Vollkommenheit angesehen.“ Das elastische Gewebe gehört mit dem Kautschuk zu jenen Substanzen, welche sich durch eine breite Elastizitätsgrenze auszeichnen, d. h. nach starker Dehnung vermöge innerer Kräfte zu ihrer ursprünglichen Länge zurückkehren können. Was aber die Vollkommenheit der Elastizität im lebenden Körper betrifft, so ergibt sich diese aus dem Verhalten der großen Arterienstämme, deren Wandungen während eines langen Lebens die unablässig wiederkehrenden systolischen Ausweitungen immer von neuem auszugleichen vermögen, ohne zu schlaffen Säcken sich auszuweiten (W. His). Vergleichen wir damit die (kollagenen) Sehnen: Auf die Querschnittseinheit (1 qmm) erhielt Triepel bei einer Belastung von 500 g eine Dehnung von nur 5,4 Proz., in einem anderen Versuche sogar nur 4,9 Proz. Nach der Entlastung wurde die ursprüngliche Länge nie wieder erreicht. Ja selbst bei der geringfügigen Dehnung von 2,5 Proz. fand Triepel eine anscheinend bleibende Verlängerung. Es ist daher die Elastizitätsgrenze der Sehne so eng gezogen, daß man fragen kann, ob auch nur eine minimale Dehnung der Sehne durch innere Kräfte wieder ausgeglichen werden kann (W. His). Sehne und elastisches Gewebe besitzen, wie His bemerkt, die ihren physiologischen Aufgaben entsprechenden Eigenschaften. Um großen Zugwirkungen gewachsen zu sein und diese ohne Zeitverlust auf die zu bewegenden Teile zu übertragen, muß die Sehne eine weit abgerückte Festigkeitsgrenze haben und zugleich möglichst unausdehnbar sein. Vom elastischen Gewebe wird aber verlangt, daß es unter dem Einfluß äußerer Kräfte leicht deformierbar sei und gleichwohl die Deformation wieder völlig auszugleichen vermöge. Dies ist dadurch erreicht, daß es bei geringem Elastizitätsmodulus breite Elastizitätsgrenzen und eine sehr vollkommene Elastizität besitzt (W. His). Als Elastizität definiert Triepel diejenige Eigenschaft eines Körpers, auf Grund deren er befähigt ist, äußeren Kräften, die seinen natürlichen Zustand verändern, innere Kräfte entgegenzusetzen, die die Wiederherstellung des natürlichen Zustandes oder wenigstens eine Annäherung an ihn erstreben. Hiernach decken sich Größe der Elastizität und Größe des elastischen Widerstandes. Triepel, dem wir auch die einzigen bisher vorliegenden methodischen Untersuchungen über die mechanischen Eigenschaften dieser Gewebeform verdanken, verwendete annähernd parallelepipedische Stücke aus dem Nackenbande des Rindes. Als Maß der Elastizität gilt das Verhältnis zwischen der einwirkenden Kraft und der dadurch bewirkten Veränderung (Elastizitätsmodul; $E = \frac{\text{Kraft}}{\text{Veränderung}}$). Die folgende Tabelle gibt eine Versuchsreihe wieder, wie sie von Triepel an einem Stück Nackenband von 63,9 mm Länge, 655 mg Gewicht und einem Querschnitt von 9,14 mm² angestellt wurde, das mit zunehmenden Gewichten belastet wurde.

Siehe Tabelle p. 1004.

Wie früher (p. 961) bedeuten die unter (σ) stehenden Zahlen die Spannungen, bzw. die durch den Querschnitt des Objektes dividierten Belastungen (P), die Werte für (α) entsprechen den Verlängerungen der Längeneinheit, d. i. den Quotienten aus den Gesamtverlängerungen

P (kg)	l (mm)	λ (mm)	σ	α	Ez
0	63,9	—	—	—	—
0,0055	65,8	1,9	0,0006	0,030	0,020
0,0555	77,9	14,0	0,0061	0,219	0,028
0,1055	86,9	23,0	0,0115	0,360	0,032
0,1555	93,6	29,7	0,0170	0,465	0,037
0,2055	100,9	37,0	0,0225	0,579	0,039
0,2555	106,7	42,8	0,0280	0,670	0,042
0,3055	111,4	47,5	0,0334	0,743	0,045
0,3555	116,0	52,1	0,0389	0,815	0,048
0,4305	122,2	58,3	0,0471	0,912	0,052
0,5055	126,9	63,0	0,0553	0,986	0,056
0,5555	129,6	65,7	0,0608	1,03	0,059
0,6055	132,5	68,6	0,0663	1,07	0,062
0,6555	134,8	70,9	0,0717	1,11	0,065
0,7055	137,1	73,2	0,0772	1,15	0,067
0,7555	139,4	75,5	0,0827	1,18	0,070
0,8055	141,5	77,6	0,0882	1,21	0,073
0,8555	143,3	79,4	0,0936	1,24	0,075

(λ) und der ursprünglichen Länge (l). Ez ist der Dehnungsmodul, der durch das Verhältnis von $\frac{\sigma}{\alpha}$ ausgedrückt wird $\left(Ez = \frac{\sigma}{\alpha} = \frac{P.\ l}{q \cdot \lambda}\right)$. Für $q = 1$ und $\lambda = 1$ (oder $\alpha = 1$) besagt der Ausdruck: Der Dehnungsmodul ist gleich demjenigen Gewicht, das einen Stab vom Querschnitt 1 um seine eigene Länge ausdehnt oder ausdehnen würde, wenn er nicht zuvor zerrisse (im gegebenen Falle, wo Disproportionalität zwischen Spannung und Längenzunahme besteht, wäre noch hinzuzufügen: und wenn Spannung und Längenzunahme fortgesetzt in demselben Verhältnis stehen würden, in dem sie bei dem gerade angestellten Versuch gestanden haben (Triepel). Die beistehende Dehnungskurve (Fig. 255) ist auf Grund der Zahlen der obigen Tabelle konstruiert. 1 mm der Abscissenachse entspricht 0,001 kg Spannung und 1 mm der Ordinatenachse 1 Proz. (= 0,01) Verlängerung. Man sieht, daß der Dehnungsmodul keine konstante Größe ist. „Er nimmt vielmehr bei verschiedenen Verlängerungen verschiedene Werte an und zwar steigt er mit wachsendem (α), d. h. die Dehnbarkeit wird um so geringer, der elastische Widerstand um so größer, je größer die bereits erreichte Dehnung ist. Das gelbe Bindegewebe unterscheidet sich hierdurch, wie übrigens die Mehrzahl der tierischen Gewebe, von vielen der untersuchten Stoffe der unbelebten Natur. Diesem Verhalten entspricht es, daß die Dehnungskurve der Abscissenachse ihre Konkavität zukehrt." (Triepel.) Die Werte des Moduls, die in verschiedenen Versuchsreihen für dieselben (α) berechnet werden, stimmen nicht miteinander überein, wenn auch die Abweichungen gering sind. In einem Falle beobachtete Triepel Verlängerungen von 4—42 Proz., dabei stieg (Ez) von 0,038—0,063, in einem anderen Falle wuchsen die (α) von 3—124 Proz., die (Ez) von 0,020—0,75. Als Grenzen, zwischen denen der Modul sich bewegt, gibt er 0,02 und 0,1 an, wobei die höheren Moduln bei größeren Verlängerungen (bis 125 Proz.) zur Beobachtung kommen. Es muß bemerkt werden, daß die elastische Nachwirkung, welche die Größe der benachbarten Moduln beeinflußt, beim gelben Bindegewebe nur

gering ist, da sie hier sehr schnell verläuft. „Die Frage, ob bleibende Dehnungen des gelben Bindegewebes im menschlichen oder tierischen Körper vorkommen, solange dieser sich in normalem Zustand befindet, muß mit Nein beantwortet werden. Dem gelben Bindegewebe stehen zum Ausgleich von Formänderungen andere als die elastischen Kräfte nicht zur Verfügung (wie etwa den Muskeln), es muß also mindestens bis zu denjenigen Verlängerungen vollkommen elastisch bleiben,

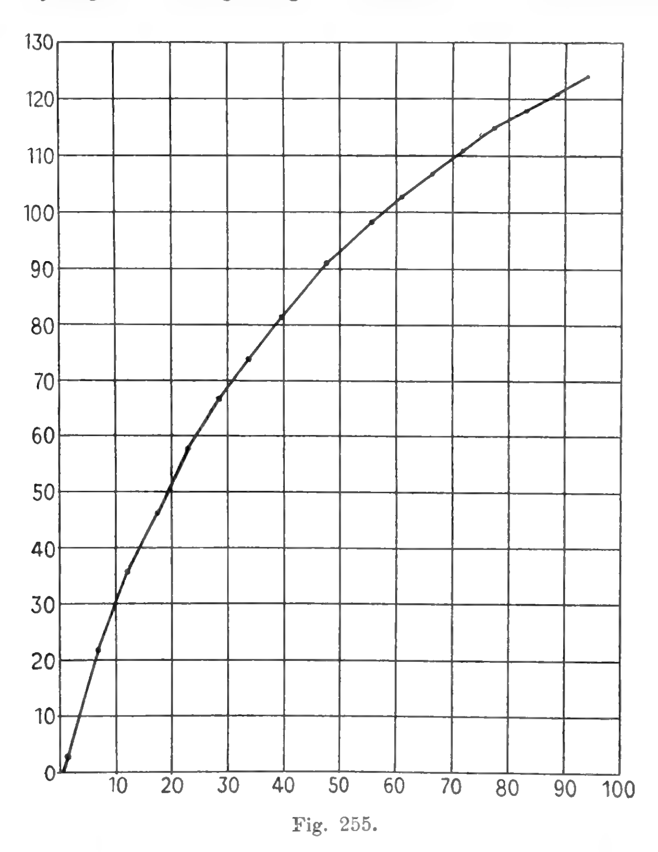


Fig. 255.

die es normalerweise im Organismus erfahren kann.“ (Triepel.) Die Festigkeit (Zugfestigkeit) des gelben Bindegewebes bestimmte Triepel als $Kz = \sigma \max = 0{,}132 \frac{kg}{mm^2}$. In dem betreffenden Versuch betrug die Zerreißungsdehnung 114 Proz. Man findet jedoch am Nackenband des Rindes noch größere Dehnungen. Triepel maß an zwei 4-jährigen Rindern vor dem Schlachten den Abstand des Hinterhauptbeines vom Dornfortsatz des ersten Brustwirbels, während der Kopf des Tieres bis zum Berühren des Bodens gesenkt und etwas nach vorn gezogen war, also ungefähr die Länge des maximalgedehnten Nackenbandes; dann wurde die Länge des verkürzten Bandes nach dem Schlachten und Halbieren des Tieres gemessen. Es wurde in dem einen Falle 70 und 31,5 cm, in dem anderen 64 und 27 cm gefunden. Es hatte also dort eine Dehnung um 122,2 Proz., hier eine

solche um 129,6 Proz. bestanden Mit Berücksichtigung möglicher Fehler wird man immer noch eine Dehnung um 120 Proz. als die größte vorkommende zu bezeichnen haben. Sie reicht fast an die Zerreißungsdehnung heran. Die elastische Vollkommenheit muß sich demgemäß über sehr beträchtliche Verlängerungen, d. h. eben über solche von mindestens 120 Proz. erstrecken.

„Im gelben Bindegewebe, wie es zur physikalischen Untersuchung verwendet werden kann, liegt keine einheitliche, chemisch charakterisierte Substanz vor. Wir sind aber gewöhnt, das chemische und physikalische Verhalten dieses Gewebes auf die Eigenschaften einer besonderen Substanz zurückzuführen, die wir histologisch nicht oder wenigstens nicht mit Sicherheit weiter zerlegen können. Wir dürfen uns für berechtigt halten, die Ergebnisse der vorstehenden Untersuchungen im großen und ganzen auf diese ‚Substanz des gelben Bindegewebes‘ zu übertragen.“ (Triepel.)

b) Optisches Verhalten.

Ueber die optischen Eigenschaften der elastischen Fasern hat zuerst W. Müller (121) Mitteilungen gemacht: „Zerzupft man ein Stückchen elastischen Gewebes, das man in der Mitte des Nackenbandes genommen hat, bringt es mit Eiweißlösung oder Wasser ins Gesichtsfeld des Polarisationsmikroskopes, so wird man an den meisten Stellen bei allen Drehungen des Objektes das Sehfeld dunkel sehen. Nur an einzelnen, sehr spärlichen Stellen, und es sind dies nicht selten solche, wo ein Bündel einen mehr gestreckten Verlauf hat, beobachtet man schwaches Doppelbrechungsvermögen in Form einer Erhellung und bläulichweißen Färbung des Sehfeldes, die beim Drehen des Objektes in 4 Azimuten verschwindet, dann nämlich, wenn die Längsrichtung der Fasern mit der Schwingungsachse eines der beiden Nicols zusammenfällt. An einigen dieser schwach doppeltbrechenden Stellen gelingt es hier und da deutliches zwischen die Elemente des Nackenbandes eingeschaltetes (kollagenes) Bindegewebe zu beobachten. Setzt man Essigsäure zu, so ändert ein Teil der schwach doppeltbrechenden Stellen des Objektes seine Helligkeit nicht, an anderen beobachtet man ein Verschwinden der Erhellung . . . es ist also sicher, daß ein Teil der doppeltbrechenden Stellen des frisch untersuchten Nackenbandes durch die Einlagerung von Bindegewebszügen zwischen die elastischen Elemente bedingt ist. Dieselben Resultate erhält man, wenn man ein getrocknetes Stück Nackenband aufquellen läßt und nachher untersucht. Dies gestattet uns den Schluß, daß im frischen Zustande und in dünnen Schichten untersucht das elastische Gewebe keine oder nur äußerst schwache doppeltbrechende Eigenschaften besitzt, so daß bei so dünnen Schnitten, wie wir sie bei der geringen Durchsichtigkeit des Gewebes gewöhnlich benützen, eine Verschiedenheit der Elastizitätsachsen nicht wahrgenommen werden kann.“

Andere Resultate ergibt die Untersuchung unter anderen Bedingungen.

„Läßt man zahlreiche, aus dem frischen oder wieder aufgeweichten Nackenbande genommene, zerzupfte Faserbündel, welche frisch untersucht keine Spur von Doppelbrechung zeigten, auf dem Objektträger

eintrocknen, so wird man jetzt an allen Stellen ein sehr deutliches Doppelbrechungsvermögen wahrnehmen in Form von Erhellung des Sehfeldes, die verschwindet bei paralleler Richtung der Faserzüge mit einer der Schwingungsebenen beider Nicols, am deutlichsten hervortritt bei einer Neigung von 45° gegen diese. Noch deutlicher tritt dieses Doppelbrechungsvermögen hervor, wenn man ein Stück Nackenband mit Alkohol behandelt. Dadurch wird dem Gewebe das Wasser entzogen, es wird sehr zähe und unelastisch. Durch Einlegen in Terpentin kann man ein solches Nackenband in hohem Grade durchsichtig machen. Bringt man nun ein parallel der Faserrichtung geschnittenes Stück unter das Polarisationsmikroskop, so beobachtet man eine sehr ausgesprochene Doppelbrechung und zwar sind die Fasern, wie die kollagenen Fibrillen, einachsig positiv; die optische Achse fällt in die Längsrichtung der Fasern.“ In der Folge hat dann v. Ebner das optische Verhalten elastischer Fasern wieder untersucht und dabei sein Augenmerk hauptsächlich auf den Einfluß der Dehnung gerichtet. Es gelingt, wie er zeigte, leicht, ein Bündel elastischer Fasern, welches von einem frischen Ochsennackenbande losgetrennt wurde, durch Zug stark doppeltbrechend zu machen. „Orientiert man das Bündel, welches mit Eiweiß, 0,5-proz. NaCl-Lösung oder Wasser befeuchtet ist, in diagonaler Stellung zwischen gekreuzten Nicols, so erhellt dasselbe das Gesichtsfeld nur wenig, zieht man dann allmählich an, so treten sukzessive alle Farben der I. Ordnung und bei dickeren Bündeln auch die der II. und III. Ordnung auf. . . . Orientiert man die Bündel über einer Gipsplatte im Hauptschnitt derselben, so bemerkt man, daß die Farben beim Ziehen steigen, dagegen sinken, wenn man die Bündel senkrecht zum Hauptschnitt der Gipsplatte richtet und folgt also die elastische Faser dem gewöhnlichen Dehnungsgesetz, indem eine in bezug auf die Zugachse gekreuzte Doppelbrechung durch Zug hervorgerufen wird.“ (v. Ebner.) v. Ebner konnte feststellen, daß schon eine geringe Aenderung der Länge bei einer Dicke von 0,3 mm eine sehr merkliche Farbenerhöhung hervorrufen kann. „So stieg die Farbe in einem Versuch bei einer Dehnung um 2 Proz. der Länge (von 24,7 auf 25,2 mm) von Orange I. Ordnung auf Violett II. Ordnung. Die elastischen Fasern des Nackenbandes ertragen sehr erhebliche Dehnungen, ohne daß die Elastizitätsgrenze überschritten wird. In demselben Versuche wurde das Faserbündel um 77 Proz. der ursprünglichen Länge gedehnt und verkürzte sich nach der Entlastung nahezu auf die ursprüngliche Länge. Die Erhöhung der Farbe durch diese starke Dehnung betrug ungeachtet der natürlich sehr bedeutenden Verdünnung der Substanz eine ganze Farbenordnung von Grau I. Ordnung bis blaß Blaugrün II. Ordnung.“ „Läßt man Bündel in mäßig gespanntem Zustande eintrocknen, so wird die Doppelbrechung bei gleichbleibender Länge sehr merklich größer. So zeigte z. B. ein Bündel im feuchten Zustande Gelb I. Ordnung, nach 24-stündigem Trocknen bei Zimmertemperatur Blau II. Ordnung. Bei neuerlichem Befeuchten sank die Doppelbrechung wieder auf ihr ursprüngliches Maß herab. . . . Man kann sich aus einem in stark gedehntem Zustande getrockneten Nackenbande sehr leicht Keile herstellen, deren Schneide der Längsrichtung des Nackenbandes entspricht. Bringt man solche Keile in Nelkenöl zwischen gekreuzten Nicols in diagonale Stellung, so kann man an denselben nebeneinander die Farben der

Newtonschen Ringe bis in die höheren Ordnungen hinauf beobachten.“ (v. Ebner.)

3. Chemische Eigenschaften.

Wenn es herkömmlich geworden ist, von „Elastin“ als einer einheitlichen chemischen Substanz zu sprechen, so ist dies wohl ebensowenig im strengen Sinne gerechtfertigt, wie beim Kollagen, zumal die elastischen Fasern, wie die mikrochemische Untersuchung lehrt, keineswegs als homogen gelten können. Was man bisher als „Elastin“ bezeichnete, ist „gereinigtes“ Nackenband. Wilh. Müller (l. c.) kochte solches mit einer Mischung von Alkohol und Aether und dann mindestens einen Tag lang mit Wasser, dann ebensolang mit ziemlich konzentrierter Essigsäure und wieder mit Wasser. Hierauf wurde mit verdünnter Kalilauge gekocht bis zum Beginn der Quellung; dann abermals mit Wasser und etwas Essigsäure und schließlich mit reinem Wasser ausgewaschen. Das Gewebe ist nun, wie Müller sich ausdrückt, „schon ziemlich rein“, zeigt aber noch Spuren von Asche. Um diese zu entfernen, wurde mit ziemlich konzentrierter kalter HCl extrahiert und dann mit Wasser ausgewaschen und mehrfach ausgekocht. So behandeltes elastisches Gewebe ist getrocknet eine spröde, gelbliche, deutlich faserige Substanz. In Wasser quillt sie etwas und zeigt mikroskopisch untersucht noch deutlich die in ihrer Form erhaltenen Fasern. Sie ist in Wasser sowie in konzentrierter Essigsäure völlig unlöslich. Mit konzentrierter HNO_3 färbt sie sich blaßgelb, während sie zugleich gallertig aufquillt; auf Zusatz von NH_3 wird die Färbung gelbrot (Xanthoproteinreaktion). Eines ähnlichen „Reinigungsverfahrens“ haben sich später auch andere Autoren bedient (vgl. Biochem. Handlexikon IV, 1911, p. 185). Die gewonnene Substanz löste sich in 2-proz. HCl nur bei langem Kochen, schneller in heißer 1-proz. Kalilauge, ebenso in konzentrierter kalter Kalilauge. Außer der Xanthoproteinreaktion fiel auch die Biuret-, Furfurol- und Millonsche Reaktion positiv aus. Die alkalische Lösung des Elastins ist durch NaCl und Essigsäure sowie durch Tannin fällbar, nicht aber durch Sublimat und $CuSO_4$. Die prozentische Zusammensetzung ergab rund:

C	53 —54	Proz.
H	6 — 7	„
N	15 —16	„
S	0,3— 0,66	„

Als Produkte der totalen Hydrolyse mit konzentrierten Mineralsäuren fanden Abderhalden und Schittenhelm (1):

Glykokoll	25,75	Proz.
Alanin	6,6	„
Aminovaleriansäure . .	1,0	„
Prolin	1,7	„
Leucin	21,4	„
Phenylalanin	3,9	„
Glutaminsäure	0,8	„
Tyrosin	0,34	„
Arginin	0,3	„

Viel interessanter ist das mikrochemische Verhalten der elastischen Fasern, denn es weist darauf hin, daß man es hier nicht, wie anscheinend bei den kollagenen Fibrillen, mit einer chemisch gleichartigen Substanz zu tun hat, sondern daß der histologisch nachweisbaren Struktur auch chemische Differenzen entsprechen.

An den elastischen Fasern der Haut und der subserösen Schichten des Peritoneums sowie an den Chordae tendineae vom Hund sah v. Recklinghausen (Lymphgefäße etc., p. 59) nach Silberbehandlung von Strecke zu Strecke einen schwarzen Niederschlag im Inneren (?) der Fasern und war daher geneigt, sie für hohl zu halten. An den Fasern des Nackenbandes und der Gefäßhäute fehlte die Erscheinung. Frey (36) glaubte gesehen zu haben, daß in manchen elastischen Fasern nach Imbibition mit Karminammoniak und Neutralisation mit Essigsäure Karminkörnchen sich niederschlagen, ist dann aber selbst an der Beweiskraft solcher Bilder für das Hohlsein der Fasern zweifelhaft geworden; auch Rollett (138) bemerkt, daß an den breiten, elastischen Fasern des Ligam. nuchae (Ochs) von einer Höhlung nichts zu sehen ist. Zu einer ganz anderen Auffassung ist Ranvier (130, 131) gelangt. Nach längerer Mazeration in 1-proz. Osmiumsäure erscheinen die Fasern aus kleinen, aber mittels starker Vergrößerung doch erkennbaren Körperchen von kugeliger oder mehr linsenförmiger Gestalt aufgebaut, welche, stark lichtbrechend, in einer schwächer brechenden Grundsubstanz eingebettet liegen. Bei schwächerer Vergrößerung erscheinen die Fasern einfach quergestreift. Ewald (29) will die Bilder Ranviers als durch Zersetzung entstanden auffassen. Eine dritte Anschauung endlich ist durch Untersuchungen von Schwalbe (151), Pfeuffer (127), und Ewald (l. c.) begründet worden. Hiernach sollte eine äußere festere, eine innere, weniger feste und weniger widerstandsfähige Substanz umfassen, beide seien von einer sehr zarten Scheide umhüllt, die nach ihrem Entdecker als Schwalbesche Scheide bezeichnet wird. Danach würde sich also jede Faser aus drei verschiedenen Substanzen aufbauen. Für eine Differenzierung der elastischen Fasern in eine Außen- und Innenschicht von wesentlich verschiedenen Eigenschaften schien bereits die von H. Müller (118) an den Fasern des Nackenbandes der Giraffe beschriebene Querstreifung zu sprechen, welche durch gewisse Mazerationsmittel erhalten werden kann. Auch Sudakewitsch (160) hatte gefunden, daß sich nach monatelanger Mazeration in Wasser die zentralen Teile elastischer Fasern intensiver mit Anilinfarben tingieren als die peripheren, und ebenso hatte auch v. Ebner einen Unterschied der inneren und peripheren Teile der elastischen Fasern nach Behandlung mit chlorsaurem Kali und HNO_3 beobachtet. Schwalbe (l. c.) fand, daß nach längerer Behandlung mit 35-proz. KOH-Lauge und folgendem Auswaschen mit Wasser, während sich die Hauptmasse der Fasern auflöste, sehr zarte Hüllen übrig bleiben, die er als chemisch different von der eigentlichen Innensubstanz der elastischen Fasern ansehen zu müssen glaubte. Nach Mall (103) erhält sich elastisches Gewebe in kalter Essigsäure verschiedener Konzentration fast unbegrenzt, dagegen löst konzentrierte kalte HCl Stücke vom Nackenbande in 2 Tagen auf. Beim Kochen mit konzentrierter HCl tritt rascher Zerfall ein, wobei zunächst das Innere der Fasern gelöst wird und eine Membran zurückbleibt, die sich ebenfalls bald löst. Präparate, in welchen die Schwalbesche Faserscheide sehr gut erhalten war, erhielt Mall durch Eingießen

der im Zerfall begriffenen, mit HCl gekochten Gewebsstücke in viel kaltes Wasser. Die Membranen erscheinen dann oft wie aus feinen Fibrillen zusammengesetzt. Kalte konzentrierte KOH-Lauge zerstört die Fasern in wenigen Tagen, während sie in schwachen Lösungen wochenlang unverändert bleiben. Auch durch Kochen mit 5—10-proz. Kalilauge lassen sich die Membranen der elastischen Fasern nach Mall isolieren, ebenso durch Liegen (1—2 Tage) in 20-proz. Lösungen und nachfolgendes Waschen in Wasser.

Von besonderer Wichtigkeit ist der Einfluß künstlicher Verdauung auf elastische Fasern, der von verschiedenen Autoren studiert wurde. Wird ein Zupfpräparat vom Nackenband des Ochsen auf dem Objektträger bei etwa 42° C der Wirkung von Pepsin-Oxalsäure (2 Tropfen Pepsin-Glyzerin auf 2 g 0,3-proz. Oxalsäurelösung) ausgesetzt, so ändert sich sehr bald das Aussehen der Präparate. Soweit es aus kollagenem Bindegewebe besteht, quellen die Fibrillen rasch zu einer Gallerte auf, die die elastischen Fasern als „Schatten" begleitet. Nach 1 Stunde zeigen sich dann auch an den letzteren sichtbare Veränderungen in Form einer Querzerklüftung, indem sich von der Mitte her helle linsenförmige Räume bilden, deren Breitendurchmesser quer zur Längsachse steht. Nach 1 Stunde und 40 Minuten wird die Querzerklüftung reichlicher, manche Fasern erscheinen aber noch völlig intakt, andere in Wirklichkeit sich teilend (Fig. 256 1*a*). Einzelne der geteilten Fasern zeigen dann die Querspalten geöffnet, klaffend, und die einander entsprechenden Räume rufen an den Faserhälften das Bild einer Zahnstange hervor. Von dem umgewandelten kollagenen Gewebe waren dann nur noch Spuren vorhanden, hauptsächlich durch kleine, fettähnliche Tröpfchen markiert. Nach 24 Stunden findet man viele elastische Fasern, welche dunkel aussehende vierkantige Bruchstücke enthalten (Fig. 256 1*b*), im übrigen aber hell und homogen erscheinen. Diese Bruchstücke, die oft noch Längsteilungen erkennen lassen, erscheinen schmaler als die ursprüngliche Faser, mit der sie im Brechungsvermögen übereinstimmen, während die nur gequollene, gallertig aussehende hellere Substanz die Grenzen der elastischen Fasern etwas verbreitert wiedergibt. Die helle Substanz hält Pfeuffer für identisch „mit denjenigen blassen Stellen, die den früheren scheinbar hohlen, linsenförmigen Zwischenräumen entsprechen". Oft sieht man dann auch nur noch von hellen Zwischenräumen getrennte, dunkle Bruchstücke, die aber in ihrer Lagerung noch vollkommen einer elastischen Faser entsprechen. In manchen Fällen existiert noch ein wirklicher Zusammenhang. Die Stücke scheinen getrennt, sind es aber nicht. „Unterbricht man nach dem Verschwinden des fibrillären umhüllenden Bindegewebes die warme Verdauung und läßt eine 12—24-stündige kalte Verdauung nachfolgen, so sieht man nachher aufs deutlichste eine gequollene zusammenhängende Substanz, die zweifellos auf Kosten eines besonderen Bestandteiles der elastischen Fasern sich ausgeschieden hat. In ihr liegen dann die teilweise sehr verschmälerten, oft wie gedehnten, aber auch noch breiten dunklen Faserbruchstücke häufig mit Einkerbungen. Bei Längsschnitten, die ausschließlich kalt während 14 Tagen verdaut wurden, sind die dunklen Bruchstücke größtenteils verschwunden und an deren Stelle eine hyaline ‚kollagene' Substanz getreten, welche gelatiniert." Pfeuffer hat auch den Versuch gemacht, größere Stücke Nackenband (1 g) in 5 g Pepsin-

lösung in der Wärme 5—6 Tage zu verdauen. Filtriert man nach dieser Zeit warm, so gesteht das Filtrat nach $1^1/_2$ Tagen in der Kälte zu einer gelben Gallerte. In ähnlicher Weise von PFEUFFER angestellte Versuche mit nach HOPPE-SEYLERS Lehrbuch bereitetem sogenannten „Elastin" ergaben, daß sich dieses bei kalter Pepsinverdauung auflöste, ohne daß eine Umwandlung in jene „kollagene"

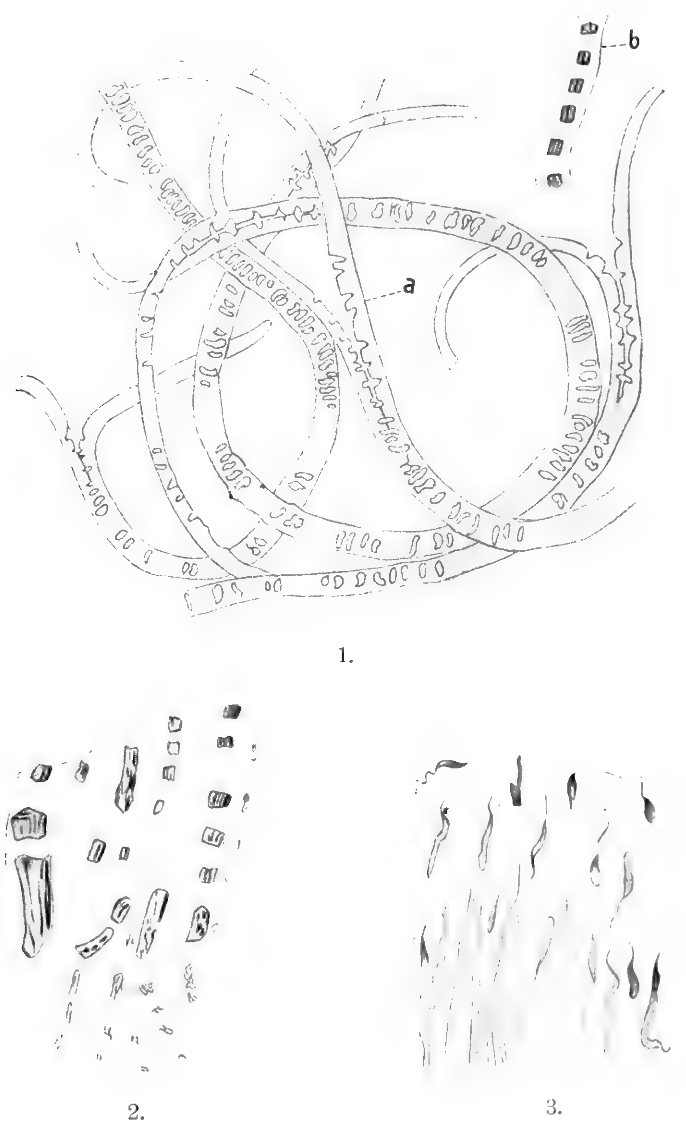


Fig. 256. 1. Elastische Fasern aus dem Nackenband des Rindes mit warmer Pepsinoxalsäure verdaut; *a* nach 1 Stunde und 40 Minuten, *b* nach 24 Stunden. 2. Ebensolches Präparat 8 Stunden warm und dann 18 Stunden kalt verdaut. 3. Elastische Fasern aus dem Nackenband des Kalbes nach 24-stündiger kalter Pepsinverdauung. (Nach PFEUFFER.)

Substanz eintrat. Pfeuffer meinte, daß man entweder annehmen müsse, daß durch das Kochen mit Säuren und ätzenden Alkalien bei der Elastindarstellung die elastische Substanz in eine andere Substanz umgewandelt werde, die nicht mehr durch kalte Pepsin-Oxalsäure in gelatinierende Substanz übergeführt werden könne, oder daß die elastischen Fasern, abgesehen vom Hüllbindegewebe, aus zwei verschiedenen Anteilen bestehen. Der in Gallerte umwandlungsfähige würde bei der Elastindarstellung extrahiert werden, während das Elastin unter Erhaltung der Form gleichsam als Skelett der Fasern zurückbleibe.

A. Ewald (l. c.) konnte die merkwürdigen Befunde Pfeuffers im wesentlichen bestätigen. Er verdaute Nackenbandstückchen mit Pepsin-Oxalsäure bei 40° so lange, bis alles kollagene Bindegewebe sicher zerstört war (3—4 Stunden), worauf kalt weiter verdaut wurde. „Die stark lichtbrechende Substanz löste sich dann wie bei warmer Verdauung unter starkem Querzerfall. Nach 24 Stunden waren von ihr nur noch geringe Reste vorhanden, die aber nicht frei lagen, sondern in einer fast bis zur Unsichtbarkeit aufgequollenen Masse eingeschlossen waren. Da alles Bindegewebe schon vorher aufgelöst war, so war die gequollene Masse offenbar ein Bestandteil der elastischen Fasern. Schon beim Behandeln mit viel Wasser quillt die Masse wieder ab und erscheint dann deutlich aus breiten Fasern zusammengesetzt.“ Kamen solche Präparate, nachdem durch kalte Verdauung alle elastische (stark lichtbrechende) Substanz in die gequollene Masse übergeführt war, wieder in ein Wasserbad von 40°, so wurde in kurzer Zeit die gequollene Masse vollkommen gelöst.

Es läßt sich also wirklich bei kalter Pepsinverdauung aus elastischen Fasern eine hyaline, stark gequollene Masse gewinnen, doch handelt es sich nicht um ein eigentliches Gelatinieren, auch ist, wie Ewald richtig bemerkt, der Ausdruck „kollagen“ lieber zu vermeiden, da er leicht zu der falschen Vorstellung führen könnte, daß sich aus den elastischen Fasern eine dem Kollagen des fibrillären Bindegewebes entsprechende Substanz darstellen läßt. Jedenfalls geht aber schon aus diesen Versuchen mit großer Wahrscheinlichkeit hervor, daß in den elastischen Fasern mehrere Substanzen enthalten sind, wofür namentlich die Tatsache spricht, daß „gereinigtes“ Elastin, also mit Säuren und Alkalien gekochtes elastisches Gewebe, bei kalter Pepsinverdauung sich auflöst, ohne jene Umwandlung in gequollene Masse zu erleiden.

Sehr merkwürdig ist es, daß, wie Pfeuffer fand, elastische Fasern aus dem Nackenband vom Kalb sich bei Pepsinverdauung wesentlich verschieden verhalten wie die vom Rind. (Eine Differenz scheint auch zwischen dem fibrillären, kollagenen Bindegewebe in beiden Fällen zu bestehen, indem das jugendliche, elastische Fasern umgebende Gewebe viel rascher gelöst wird, als das des älteren Tieres.) Zunächst ist schon auffallend, daß jede Spur einer Querzerklüftung fehlt, dann aber haben auch die Bruchstücke stark lichtbrechender Substanz, welche bei kalter Verdauung in der gequollenen Masse der elastischen Kalbsfasern entstehen, eine ganz andere Form (Fig. 256, 3). Die Bilder, welche man bei Trypsinverdauung (über die Methodik vgl. A. Ewald, l. c. p. 4ff.) frischer elastischer Fasern aus dem Nackenband des Ochsen erhält, sind im wesentlichen gleicher Art wie die oben geschilderten nach Pepsinwirkung. Nach etwa 1½ Stunde treten in der Achse der

Fasern einzelne feine punktförmige Vakuolen auf; diese verbreitern sich dann in linsenförmige Querspalten, und nach etwa 5 Stunden ist der größte Teil der Fasern dicht von solchen durchsetzt. Durch Verschmelzung derselben kommt es dann zur Bildung eines Axialkanals. Schließlich zerfällt die elastische Faser in kurze, etwas angenagte Stückchen, die sich nun allmählich verkleinern, so daß nach 24 Stunden nichts mehr von der stark lichtbrechenden Substanz zu sehen ist und nur noch das zwischen den elastischen Fasern gelegene kollagene Bindegewebe, dies aber auch vollkommen unverändert, übrig bleibt. Bisweilen erhielt EWALD in solchen Fällen den Eindruck, „als ob im Bindegewebe eingelagert an Stelle der ausgedauten elastischen Fasern noch ein sehr blasser Rest geblieben sei. Da auch PFEUFFER bei längerer Einwirkung von Trypsin die elastischen Fasern stark abgeblaßt, wie leere Schläuche gesehen hatte, so lag der Gedanke nahe, ob nicht vielleicht die von SCHWALBE beschriebenen Hüllen als unverdauter Rest übriggeblieben wären oder ein sonstiger Bestandteil der Fasern der Trypsinverdauung widerstände. Doch war des alles verdeckenden Bindegewebes wegen eine Entscheidung nicht möglich."

Für das kollagene Bindegewebe der Sehnen des Mäuseschwanzes hatten KÜHNE und EWALD gefunden, daß dasselbe, an sich frisch in Trypsin unverdaulich, leicht verdaulich wurde, wenn es in Wasser über 70° gequollen war. Auch vorher gekochte elastische Fasern erwiesen sich als leichter angreifbar, indem die ersten Anfänge der Querspaltenbildung sehr viel früher eintraten (3/4 Stunde). Aehnlich wirkt auch eine Vorbehandlung mit HCl von 0,2 Proz. (24 Stunden) oder mit Alkohol. Letzterenfalls konnte EWALD einigemal um noch übrig gebliebene, stark lichtbrechende Reste elastischer Fasern „eine ziemlich breite, blasse, deutlich längsstreifige Substanz erkennen, welche diese zusammenhielt". Derartige Bilder lassen sich leicht unter der Voraussetzung deuten, daß am Aufbau der elastischen Fasern mindestens zweierlei Substanzen beteiligt sind, deren innigste Mischung dasjenige darstellt, was man gewöhnlich als elastische Substanz bezeichnet; daß diejenige Substanz, die der Faser die starke Lichtbrechung verleiht, etwas leichter für Trypsin angreifbar ist, so daß unter Umständen für kurze Zeit ein schwächer lichtbrechendes Stroma, welches noch vollkommen die Form der Faser haben kann, zur Beobachtung kommt (A. EWALD). Mit 0,5-proz. Osmiumsäure vorbehandelte Präparate erwiesen sich ebenfalls für Trypsin als viel angreifbarer. Aber nicht allein auf den zeitlichen Verlauf war die vorherige Einwirkung von Osmiumsäure von Einfluß, auch die Art der Auflösung war eine ganz andere, als bei frischen Fasern, indem es dann niemals zu einer Querzerklüftung kommt. Vielmehr werden die Fasern besonders von den freien Enden her hohl. Gleichzeitig erfolgt die Auflösung aber auch von der Oberfläche aus. Während die Trypsinwirkung durch Vorbehandlung mit Osmiumsäure begünstigt wird, gilt das Gegenteil in bezug auf die Pepsinwirkung. Durch 2-proz. Osmiumsäure werden nach EWALD die elastischen Fasern in einer sehr eigentümlichen Weise verändert. Schon nach 24 Stunden erscheinen sie sehr stark gequollen, blasser und breit längsgestreift. Der optische Querschnitt zeigt die Fasern konzentrisch geschichtet. Bei längerer Einwirkung (48 Stunden) werden dieselben aufgelöst, während die kollagenen Fibrillen erhalten bleiben. Es scheint nach den Versuchen von EWALD, daß durch Osmiumsäure die elastischen

Fasern derart verändert werden, daß sie nun in Alkalien leicht löslich werden. Interessant ist auch der Einfluß, welchen nach Ewald das Licht auf die Verdaulichkeit elastischer Fasern durch Trypsin ausübt, wenn dieselben mit verdünnten Chromsäurelösungen behandelt werden. „Präparate, die in Chromsäure von $^1/_{30}$ Proz. 14 Tage im Dunkeln gelegen hatten, im Dunkeln mit Wasser ausgewaschen und dann mit alkalischer Trypsinlösung verdaut wurden, hatten ihre Verdaulichkeit bewahrt und wurden in ganz gleicher Weise wie frische unter Querzerklüftung gelöst. Ganz anders aber wirkte die Trypsinverdauung auf die belichteten Präparate. Dann werden die belichteten Teile, in welchen die elastischen Fasern schwächer lichtbrechend erscheinen, auch bei langer Einwirkung durch Trypsin nicht verdaut, während die unbelichteten Fasern im gleichen Präparat schon bis auf Spuren gelöst sind. Noch ausgesprochener sind die Unterschiede bei Präparaten, die 42 Tage in $^1/_3$-proz. Chromsäure dem Lichte ausgesetzt waren. Hier werden nur noch noch ganz vereinzelte, in der Tiefe gelegene elastische Fasern durch Trypsin unter Querzerfall verdaut; die überwiegende Mehrzahl bleibt ungelöst.“

Wie Ewald hat dann auch Mall (l. c.) den Einfluß von verschiedenen Verdauungsenzymen auf elastische Gewebe untersucht. Er ver-

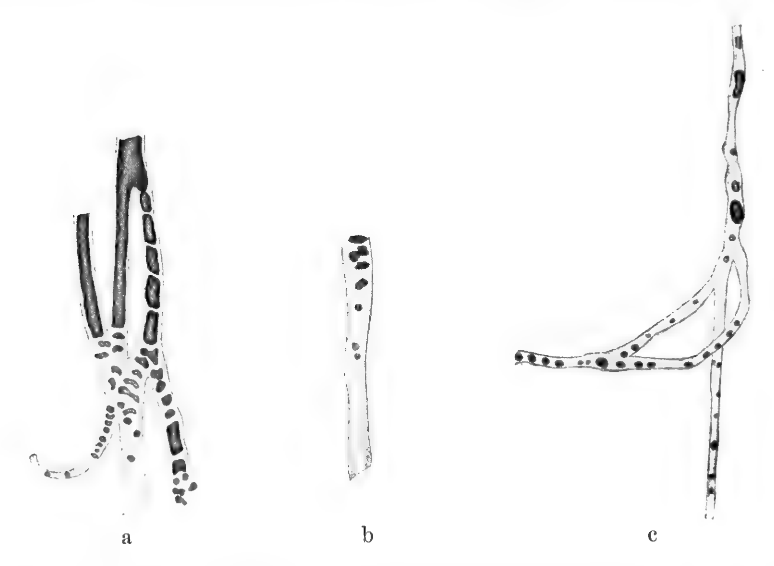


Fig. 257. a und b Stückchen vom Ligam. nuchae des Rindes, teilweise verdaut im Magen des Hundes. c Elastische Fasern aus dem Nackenband des Hundes. $^1/_2$ Stunde in Essigsäure von 20 Proz., 2 Tage in Papaïn bei 37 ° C, dann wieder Essigsäure 20 Proz. (Nach Mall.)

fütterte Nackenband einem Hunde. Bei der Untersuchung des Mageninhaltes nach einigen Stunden fanden sich die Fasern nur teilweise verdaut, „das Innere ist in Stücke zerfallen und an vielen Stellen ist nur die leere Membran übrig“ (Fig. 257 a, b). Neben Trypsin prüfte er auch Papayotin. „Wenn elastisches Gewebe in einer Papaïnlösung bei 37 ° verdaut wird, verschwindet das Innere der Fasern sehr rasch und die Membranen bleiben allein zurück . . . Stücke elastischen Gewebes wurden 1 Tag lang in kalte Essigsäure (20-proz.) eingelegt

und dann darin gekocht. Dies zerstört alle weißen (kollagenen) Fasern. Ein Teil der Probe wurde mit KOH alkalisch gemacht und mit einer starken Papaïnlösung bei 37° verdaut. Nur die Membranen blieben zurück." (Fig. 257 c). Es darf nicht unbemerkt bleiben, daß, wie MALL angibt, bei jeder Papaïnverdauung in der Flüssigkeit sich zahlreiche sehr große Bakterien fanden. „Aus dem Papaïnpulver konnte stets ein Bacillus fast in Reinkultur erhalten werden, zuweilen fand sich ein Micrococcus ...., sterilisiertes (wie? B.) Papaïn hatte seine verdauende Kraft immer verloren; der Bacillus allein verdaute gleichfalls große Stücke des Gewebes." Auch unter dem Einfluß anderer Bakterien (besonders Spirillum Finkler-Prior und der Bacillus des grünen Eiters) werden elastische Fasern derart verändert, daß nur Membranen zurückbleiben. Es bleibt noch zu erwähnen, daß auch durch gewisse pathologische Vorgänge eine analoge Isolierung der Membranen elastischer Fasern bewirkt wird. So sah MALL die elastischen Fasern im Innern verkäsender Tuberkel sich in dieser Weise verändern. Läßt man Ligam. nuchae faulen, so wird es in wenigen Tagen vollständig zerstört. „Zuerst fällt das Innere der Fasern zu Krümeln auseinander, wird später völlig verflüssigt, worauf dann auch die Membran zerstört wird."

Ueber das Verhalten des elastischen Gewebes zu Tinktionsmitteln gibt es eine große Menge von Angaben, bezüglich deren ich auf die Zusammenstellung in der Enzyklopädie der mikroskopischen Technik, Bd. I, 1910, p. 292 ff. verweisen darf. Es sei nur hervorgehoben, daß sich als die besten elektiven Färbungsmethoden die TAENZER-UNNAsche Orceinfärbung und das WEIGERTsche Verfahren bewährt haben. Zwischen beiden besteht, wie PAPPENHEIM (126) gezeigt hat, eine prinzipielle Uebereinstimmung, indem es sich bei WEIGERT um die Oxydation einer aromatischen Base (Rosanilin) in saurer [(HCl), Karbolsäure], bei UNNA um Oxydation eines aromatischen Alkohols (Orcein) in ammoniakalischer Lösung handelt. Bei Anwendung der Orceinmethode findet man, daß es elastische Fasern gibt, die sich viel schwächer färben, als die normalen. UNNA (174) hat diese veränderten basophilen Elemente als „Elacin" bezeichnet. Eine bemerkenswerte Ausnahme machen die elastischen Fasern von *Myxine* und *Petromyzon*, die sich auch mit basischen Farbstoffen häufig tingieren (SCHAFFER).

4. Die Entstehung des elastischen Gewebes.

Wie bei den leimgebenden Fibrillen des weißen, so taucht auch bei den Elementen des gelben Bindegewebes die vielumstrittene Frage auf, ob sie als Produkte des Zellplasmas oder als Differenzierungen der „Intercellularsubstanz" aufzufassen sind, richtiger würde es heißen, ob sie intracellular fertiggebildet und dann erst ausgeschieden werden oder aber in einer von den Bildungszellen primär abgesonderten, zunächst homogenen Grundsubstanz durch eine sekundäre Differenzierung entstehen. Die letztere Ansicht hat ihren bestimmtesten Ausdruck in dem folgenden Satze von KÖLLIKER gefunden: „Mit Bezug auf die Entwicklung kann es als ausgemacht angesehen werden, daß die elastischen Fasern aller Art weder aus Kernen noch aus Zellen hervorgehen, sondern einfach durch eine besondere Umwandlung der Grundsubstanz bindegewebiger Anlagen sich bilden."

Ursprünglich ließ man die elastischen Fasern aus verlängerten Zellkernen hervorgehen (Gerber, Henle), daher sie auch Kernfasern genannt wurden. Nach Donders und Virchow wieder sollten es die Bindegewebszellen sein, die durch Auswachsen und Vereinigung die feinen elastischen Fasern liefern, eine Meinung, die ursprünglich auch Kölliker teilte, der sich aber, wie erwähnt, später der von H. Müller (Bau der Molen, 1847, p. 62) zuerst vertretenen Ansicht anschloß, daß die elastischen Fasern nicht aus Zellen, sondern aus der Zwischensubstanz hervorgehen. Max Schultze und Hertwig legten das Hauptgewicht auf die „formative Tätigkeit des Protoplasmas", an dessen Oberfläche die elastischen Fasern sich bilden. Deutschmann (15) beobachtete im Protoplasma der Netzknorpelzellen die Bildung von Körnchen, die später zu Fäden verschmelzen. Sudakewitsch (160) sieht in diesem Vorgang eine Umwandlung des Protoplasmas in elastische Substanz. Reinke (134, 134 a) und Loisel (98—100) neigen zur Annahme einer direkten Transformation kollagener resp. indifferenter Fibrillen in elastischen Fasern. Loisel beobachtete noch außerdem zwischen den sich bildenden leimgebenden Fibrillen sphärische Granulationen elastischer Natur, deren Bedeutung er zweifelhaft läßt. In ein neues Stadium ist die ganze Frage durch eine Untersuchung von Gardner getreten (41, 42). Er empfiehlt als ein besonders geeignetes Objekt die Fruchthüllen von Säugetierembryonen (besonders Schweineembryonen im mittleren Alter von 15—25 cm Länge). Dieselben werden zunächst in Müllerscher Flüssigkeit fixiert und dann nach Zerlegung in feinste Lamellen nach der Methode von Tänzer-Unna mit gewissen Modifikationen gefärbt. Die elastischen Fasern erscheinen dann tief dunkelblau, die Zellkerne intensiv rot, das Plasma rosenrot. Vollständig entwickelt, bilden die elastischen Fasern in den Schichten des Amnion resp. Chorion ein weitmaschiges Netz, während sie in der zwischen beiden gelegenen mittleren Schicht ein dichtes, äußerst zartes feinmaschiges Netz bilden. Die Dicke der Fasern variiert an beiden Stellen zwischen kaum meßbaren Größen und solchen von 8—10 μ. Häufig sieht man, daß dickere Fasern aus einer Summe feinerer hervorgehen. Untersucht man die Schicht, welche später das feinmaschige elastische Fasernetz enthält, zu einer Zeit, wo sie noch aus sternförmig verzweigten, durch ihre Fortsätze anastomosierenden und durch eine homogene Zwischensubstanz getrennten Zellen besteht, so kann man innerhalb des Zellplasmas feine Körnchen konstatieren, die ebenso blau gefärbt erscheinen, wie die fertigen elastischen Fasern. „Dieselben erfüllen das Zellplasma entweder ganz regellos oder gruppieren sich zu geordneten Reihen nach Art von Perlenschnüren. Die Körnchen sind von sehr verschiedener Größe, meist sphärisch, mitunter auch unregelmäßig geformt, sie dringen in die Ausläufer der Zellen ein, und je weiter die Ausläufer vom Leibe der Zellen abstehen und und folglich auch dünner werden, um so geringer wird die Zahl der betreffenden Körnchenreihen. Ungefähr in der Mitte der Verbindungsstelle der Ausläufer zweier benachbarter Zellen ordnen sich die Körnchen bloß zu einer, seltener zu 2—3 Reihen, sie stoßen an Körnchen, die dem Ausläufer einer benachbarten Zelle entlang hinziehen, und konfluieren mit diesen zu einem äußerst feinen Fädchen, welches in gleichem Schritte mit der Apposition neuer Körnchen von der einen, sowie von der anderen Seite immer weiter und weiter in

die Länge wächst. Ein solches Fädchen erscheint dunkelblau gefärbt, gerade so wie die Fasern des vollständig ausgebildeten elastischen Gewebes. Sehr häufig läßt sich die Ausbildung eines solchen Fädchens in der Region einer Zelle beobachten; in solchem Falle erscheint meist der mittlere Teil des Fädchens etwas dicker, so daß die ganze Faser an eine sehr in die Länge gezogene Spindel erinnert. Später fließt ausnahmslos ein solches Fädchen mit einem benachbarten zusammen, wobei sich die nunmehr gemeinsame Oberfläche beider Fädchen zu einem Zylindermantel ausgleicht. Es sei noch erwähnt, daß die neugebildeten elastischen Fasern bei ihrem Verlauf im Plasma der Zelle niemals den Kern berühren.“ In ähnlicher Weise erfolgt nach Gardner auch die Bildung der weitmaschigen Netze resp. einzelner dickerer Fasern. Es ist wichtig, zu bemerken, daß man den geschilderten Entwicklungsgang auch an ganz frischen Objekten ohne jede Vorbehandlung sehen kann, da die elastische Substanz ein wesentlich stärkeres Lichtbrechungsvermögen besitzt. Weiter läßt sich feststellen, daß, wenn man ein frisches Präparat mit Kalilauge behandelt, die Körnchen und Fäserchen ohne der zerstörenden Wirkung anheimzufallen, mit großer Deutlichkeit hervortreten. Die Verteilung des elastischen Gewebes, wie verschieden sie auch erscheinen mag, wird immer durch eine entsprechende Verteilung der Zellen, die die Fasern produzieren, sozusagen vorgezeichnet; ein Auswachsen von elastischen Fasern in die Umgebung der Zellen läßt sich nach Gardner niemals beobachten. Das Wachstum erfolgt durch Apposition.

Es scheint sich demnach bei der Bildung der elastischen Fasern um einen wesentlich anderen Vorgang zu handeln als bei der der kollagenen Fibrillen des weißen Bindegewebes, obschon man es ja in beiden Fällen unzweifelhaft mit „geformten Sekreten“ zu tun hat. Daß leimgebende Fibrillen extracellular in einer von den Zellen ausgeschiedenen Grundmasse entstehen können und wahrscheinlich immer entstehen, darf nach den Beobachtungen von v. Ebner und Meves als sicher gelten. Dagegen scheinen sich die elastischen Fasern aus einem intracellular in Form von Körnchen abgeschiedenen Sekret zu bilden und dann erst frei zu werden.

Für die feinen elastischen Netze lauten die Angaben Gardners so klar und bestimmt, daß man füglich an der Richtigkeit seiner Auffassung kaum zweifeln kann. Viel weniger gilt dies schon bezüglich der Entstehung der gröberen Netze und der einzeln verlaufenden dickeren elastischen Fasern. Die beigegebenen Abbildungen scheinen mir nicht überzeugend, auch erscheint es, worauf schon Reinke (l. c.) hinwies, wenig wahrscheinlich, daß ein und dieselben Zellen sowohl kollagene wie elastische Fasern bilden sollten. In der Folge hat sich die Mehrzah der Autoren im wesentlichen der Meinung Gardners insofern angeschlossen, als eine intracellulare Bildung der elastischen Elemente behauptet wird.

Auch Teuffel (162), der die Entwicklung der elastischen Fasern in der Lunge von Föten und neugeborenen Säugetieren untersuchte, stimmt mit Gardner darin überein, daß das Elastin in Form gröberer oder feinerer Körnchen von den Zellen abgesondert wird, die dann erst zu einer Faser verschmelzen; auch nimmt er ein Wachstum der Fasern durch Apposition an. Doch konnte er sich nicht davon überzeugen, daß Körnchen und Fasern zunächst stets im Innern der Bildungszellen

liegen. Er fand sie häufiger dem Protoplasma der letzteren dicht anliegend. „Bald ist nur eine Seite der Zelle, bald sind beide umzogen, bald setzt sich die Faser auf eine oder mehrere benachbarte Zellen in gleichem Verlaufe fort, um, nachdem sie die letzte verlassen, sich zu teilen. Zuweilen läßt sich aber auch sicher nachweisen, daß die noch ungespaltene Faser vollständig innerhalb des Protoplasmas liegt und erst mit dem plasmatischen Fortsatz die Zelle verläßt.“ Obschon nun Teuffel die elastischen Fasern bei ihrem ersten Entstehen immer in innigstem Zusammenhang mit Zellen fand, so hält er es doch für möglich, daß auch in der zwischen den Zellen vorhandenen Grundsubstanz sich solche bilden können. Er steht mit dieser Ansicht nicht allein. Schon Ranvier (131) ließ die elastischen Fasern im Netzknorpel aus kleinen sphärischen Körperchen (grains élastiques) innerhalb der Grundsubstanz hervorgehen, und auch Hansen (52) will sich davon überzeugt haben, daß im Discus intervertebralis von Kalbsföten elastische Fasern sich aus „elastischen Körnern“ bilden, die teils an der Oberfläche der Zellen, teils frei in der Grundsubstanz ohne Verbindung mit Zellen sich entwickeln können.

Literatur.

Bindegewebe.

1. ***Abderhalden, E.**, und **Schittenhelm, A.**, Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 41 (1904), p. 293.*
2. ***Auerbach, F.**, Art. Elastizität im allgemeinen. Handb. d. Physik, herausg. von Winkelmann, Bd. 1, Breslau 1891.*
3. ***Bach, C.**, Elastizität und Festigkeit, 3. Aufl., Berlin 1898.*
4. ***Bardeleben, K. v.**, Ueber Venenelastizität. Jenaer Ztschr. f. Naturw., Bd. 12 (1878), p. 21.*
5. *— Muskel und Fascie. Jenaische Ztschr., Bd. 15 (1881), p. 290.*
6. ***Bergh, E.**, Untersuchungen über besondere Spaltungsprodukte des Elastins beim Kochen mit HCl. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 25, p. 347.*
7. ***Berrár, M.**, Beiträge zur Chemie und zur quantitativen Bestimmung des Leimes. Biochem. Ztschr., Bd. 47 (1912), p. 189.*
8. ***Bonheim, J.**, Ueber die Entwicklung der elastischen Fasern in der fötalen Lunge. Mitt. a. d. Hamburgischen Staatskrankenanstalten, Bd. 13 (1901), Heft 4.*
9. ***Braune, W.**, Beiträge zur Kenntnis der Venenelastizität. Beitr. z. Anat. u. Physiol., Festgabe an C. Ludwig, Leipzig 1874.*
10. ***Brook, J.**, Ueber homogene und fibrilläre Bindesubstanz bei Mollusken. Zool. Anz., Bd. 5 (1882), p. 579.*
11. *— Untersuchungen über die interstitiellen Bindesubstanzen der Mollusken. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 39 (1883), p. 1.*
12. ***Brücke**, Ueber den inneren Bau des Glaskörpers. Müllers Arch., 1843.*
13. ***Burkard, O.**, Ueber die Hautspaltbarkeit menschlicher Embryonen. Arch. f. Anat. und Physiol., Anat. Abt., 1903, p. 13.*
14. ***Ciaccio, G. V.**, Beobachtungen über den inneren Bau des Glaskörpers im Auge des Menschen und der Wirbeltiere im Allgemeinen. Moleschotts Unters. z. Naturl., Bd. 10 (1870).*
15. ***Deutschmann, R.**, Ueber die Entwicklung der elastischen Fasern. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt. 1873.*
16. ***Disse, J.**, Die Entstehung des Knochengewebes und des Zahnbeins. Ein Beitrag zur Lehre von der Bildung der Grundsubstanzen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 73 (1909).*
17. *— Das retikuläre Bindegewebe. Ergeb. d. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 7 (1897), p. 9.*
18. ***Ebner, V. v.**, Ueber den Bau der Aortenwand. Unters. a. d. Inst. f. Histol. u. Physiol. in Graz, Bd. 1 (1870).*
19. *— Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie organischer Substanzen, Leipzig (Engelmann) 1882.*
20. *— Ueber eine optische Reaktion der Bindesubstanzen auf Phenole. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., Math.-nat. Kl., Abt. III, Bd. 103 (1894), p. 162.*

21. **Ebner, V. v.**, *Die Chorda dorsalis der niederen Fische. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 62 (1897).*
22. — *Ueber die Entwicklung der leimgebenden Fibrillen, besonders im Zahnbein. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., Math.-nat. Kl., Abt. III, Bd. 115 (1906), p. 1.*
23. **Eichwald**, *Ueber das Mucin der Weinbergschnecke. Liebigs Ann., Bd. 134, p. 177. — Beitr. z. Chemie der gewebebildenden Substanzen und ihrer Abkömmlinge, Berlin 1873, p. 178.*
24. **Engelmann, Th. W.**, *Bemerkungen zur Theorie der Sehnen- und Muskelverkürzung. Pflügers Arch., Bd. 8 (1874), p. 95.*
25. — *Mikroskopische Untersuchungen über die quergestreifte Muskelsubstanz. Ebenda Bd. 7 (1873), p. 177 Anm.*
26. — *Ueber den Ursprung der Muskelkraft, Leipzig, Engelmann, 1893.*
27. — *Ueber Kontraktilität und Doppelbrechung. Pflügers Arch., Bd, 11 (1875), p. 432.*
28. **Ewald, A.,** *und* **Kühne, W.**, *Die Verdauung als histologische Methode. Verhandl. d. Naturhist.-med. Ver. in Heidelberg, N. F. Bd. 1 (1877), p. 451.*
29. — *Zur Histologie und Histochemie der elastischen Fasern und des Bindegewebes. Ztschr. f. Biol., Bd. 26, N. F. Bd. 8 (1890), p. 1.*
30. **Flemming, W.**, *Ueber Bindesubstanz und Gefäßwandung der Mollusken. Rostock 1871.*
31. — *Ueber den Bau der Bindegewebszellen. Ztschr. f. Biologie, Bd. 84, N. F. Bd. 16 (1897).*
32. — *Ueber die Entwicklung der kollagenen Bindegewebsfibrillen bei Amphibien und Säugetieren. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt. 1897, p. 171.*
33. — *Die Histogenese der Stützsubstanzen der Bindesubstanzgruppe. Handb. d. vergl. u. experim. Entwicklungsgesch. der Wirbeltiere, herausg. von O. Hertwig, Bd. 3 (1902).*
34. **Forster, F.**, *Beiträge zur Kenntnis der Bindesubstanzen bei Acephalen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 14 (1877), p. 51.*
35. **Frauenberger, F.**, *Ueber den Kieselsäuregehalt der Whartonschen Sulze menschlicher Nabelstränge. Ztschr. f. phys. Chemie, Bd. 57 (1908), p. 17.*
36. **Frey, H.**, *Histologie und Histochemie, Leipzig 1867, p. 247.*
37. **Friedrich, E. P.**, *Die elastischen Fasern im Kehlkopfe. Arch. f. Laryngol. u. Rhinol., Bd. 4 (1896), p. 184.*
38. **Fürbringer, M.**, *Gegenbaurs Lehrbuch der Anatomie des Menschen, 8. Aufl., Leipzig 1909.*
39. **Fürth, O. v.**, *Ueber Glykoproteïde niederer Tiere. Hofmeisters Beitr. z. chem. Physiol., Bd. 1 (1902). p. 252.*
40. — *Vergl. chemische Physiologie der niederen Tiere, Jena, G. Fischer.*
41. **Gardner, M.**, *Zur Frage über die Histogenese des elastischen Gewebes. Biol. Ctbl., Bd. 17 (1897), p. 394.*
42. — *De l'histogenèse du tissu elastique. Le Physiologiste Russe, T. 1 (1898—99).*
42a. **Gerlach, Leo**, *Ueber die Anlage und die Entwicklung des elastischen Gewebes. Morph. Jahrb., Bd. 4, Suppl. (1878).*
43. **Gieson, van A.**, *Labor. notes of technical methods for the nervous system. The New York medical Journ., 20. Juli 1889.*
44. **Golowinsky, J.**, *Zur Kenntnis der Histogenese der Bindegewebsfibrillen. Anat. Hefte, Abt. I, Bd. 33 (1907).*
45. **Graber, V.**, *Ueber eine Art fibrilloiden Bindegewebes in der Insektenhaut. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 10 (1874), p. 124.*
46. **Gregory, E. H.**, *Origin of the elastic fibres in the heart and aorta of the Axolotl and the salmon trout. Journ. of the Boston Soc. of med. Sc. 1897, p. 18.*
47. **Grönroos, H.**, *Bindegewebe ohne Bindegewebszellen. Anat. Hefte, Abt. I, Bd. 22 (1903).*
48. **Grünstein, N.**, *Ueber den Bau der größeren menschlichen Arterien in verschiedenen Altersstufen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 47 (1896), p. 583.*
49. **Hansen, Fr. C. C.**, *Ueber die Genese einiger Bindegewebsgrundsubstanzen. Anat. Anz., Bd. 16 (1899), p. 417.*
50. — *Untersuchungen über die Gruppe der Bindesubstanzen. I. Der Hyalinknorpel. Anat. Hefte, Abt. I, Bd. 27 (1905), p. 535.*
51. — *Eine zuverlässige Bindegewebsfärbung. Anat. Anz., Bd. 15, No. 9 (1898), p. 151.*
52. — *Ueber Bildung und Rückbildung von elastischen Fasern. Inaug.-Diss. Greifswald, 1896.*
53. **Hartwig, O.**, *Ueber den Bau und die Entwicklung des elastischen Gewebes etc. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 9 (1873).*

54. **Hedin, S.**, *Einige Bemerkungen über die besonderen Spaltungsprodukte des Elastins. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 25, p. 344; vergl. auch* **Kossel u. Kutscher**, *ebenda, p. 551.*
55. **Heller, J.**, *Beiträge zur Histogenese der elastischen Fasern im Netzknorpel und Ligam. nuchae. Monatsschr. f. prakt. Dermatol., Bd. 14 (1892), p. 217.*
56. **Henle, J.**, *Allgemeine Anatomie, 1841.*
57. **Hensen, V.**, *Ueber das Auge der Cephalopoden. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 15 (1865).*
58. **Hermann, Ludimar**, *Ein Versuch über die sogenannte Sehnenverkürzung. Pflügers Arch., Bd. 7 (1873), p. 417.*
59. **Hertwig, O.**, *Ueber Bau und Entwicklung der Placoïdschuppen und der Zähne der Selachier. Jenaische Ztschr., Bd. 8, N. F. Bd. 1 (1874), p. 331.*
60. **Hilger, A.**, *Ueber das Vorkommen der chondrigenen Substanz bei den niederen Tieren. Pflügers Arch., Bd. 3 (1870).*
61. **Hiller, R.**, *Ueber die Elastizität der Aorta. Diss. inaug. Halle, 1884.*
62. **His, W.**, *Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbeltierleibes, Leipzig, Engelmann, 1868.*
63. — *Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung, Leipzig 1874.*
64. — *Ueber Elastizität und elastisches Gewebe. Anat. Anz., Bd. 15 (1899), p. 360.*
65. **Hoehl, E.**, *Zur Histologie des adenoïden Gewebes. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., 1897, p. 133.*
66. — *Ueber die Natur der zirkulären Fasern der kapillaren Milzvenen. Anat. Anz., Bd. 17 (1900), p. 216.*
66a. **Hofmeister, F.**, *Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 2, p. 299.*
67. **Honkamp, J.**, *Ist es unwissenschaftlich die Bezeichnungen „elastisches" Bindegewebe und „Elastin" beizubehalten? Monatschr. f. prakt. Dermatol., Bd. 29 (1899), p. 501.*
68. **Hoppe-Seyler, F.**, *Ueber das Vorkommen von leimgebendem Gewebe bei Avertebraten. Med.-chem. Unters., Heft 4 (1871), p. 586.*
69. — *Ueber Unterschiede im chemischen Bau und der Verdauung höherer und niederer Tiere. Pflügers Arch., Bd. 14 (1877), p. 394.*
70. **Iwanoff, N.**, *Ueber das elastische Gewebe des Uterus während der Gravidität. Physiologiste Russe, T. 2 (1902), p. 261 und Virchows Arch., Bd. 169 (1902), p. 169.*
71. **Jernström, H.**, *Ueber das Mucin des Nabelstranges. Jahr.-ber. f. Tierchemie, Bd. 10 (1880), p. 84.*
72. **Kaneko, J.**, *Künstliche Erzeugung von Margines falciformes und Arcus tendinei. Arch. f. Entwickl.-Mech., Bd. 18 (1904), p. 317.*
73. **Katzenstein, J.**, *Ueber die elastischen Fasern des Kehlkopfes mit besonderer Berücksichtigung der funktionellen Struktur etc. Arch. f. Laryngol. u. Rhinol., Bd. 13 (1903), p. 329.*
73a. **Kirchheim, L.**, *Ueber die Giftwirkung des Trypsins und seine Fähigkeit, lebende Gewebe zu verdauen. Habil.-Schrift Marburg, 1911, Leipzig, W. Vogel.*
74. **Klaatsch, H.**, *Ueber die Chorda und die Chordascheiden der Amphibien. Anat. Anz., Bd. 12, Erg.-Heft, p. 82.*
74a. **Kohn, R. H.**, *Ueber die in den Sehnen der schiefen Bauchmuskeln bei Fröschen vorkommenden „Inscriptiones elasticae". Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 57 (1900), p. 102.*
75. **Kollmann, A.**, *Die Bindesubstanz der Acephalen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 15, p. 558.*
76. **Kölliker, A.**, *Icones histologicae, Abt. 2, Leipzig, Engelmann, 1866.*
77. — *Die Energiden von Sachs im Lichte der Gewebslehre der Tiere. Verhandl. d. Phys.-med. Ges. zu Würzburg, N. F. Bd. 31 (1897), No. 5.*
78. — *Handbuch der Gewebelehre des Menschen, 6. Aufl., Bd. 1 (1889), Leipzig, Engelmann.*
79. **Kuskow, N.**, *Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung des elastischen Gewebes im Ligamentum nuchae. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 30 (1887), p. 32.*
80. **Krukenberg, F. W.**, *Weitere Mitteilungen über die Hyalogene. Ztschr. f. Biol., Bd. 22 (1886), p. 267.*
81. — *Vergleichend-physiologische Studien. I. Reihe, Abt. 5. Zur Kenntnis der organischen Bestandteile der tierischen Gerüstsubstanzen, 1881.*
82. **Kükenthal, W.**, *Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren, Jena, G. Fischer, Bd. 1 (1889), p. 264.*
83. **Kühne, W.**, *Untersuchungen über das Protoplasma und die Kontraktilität, Leipzig 1864.*

83a. ***Kuskow, N.***, *Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung des elastischen Gewebes im Ligamentum nuchae. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 30 (1887).*

84. ***Laguesse, E.***, *Sur la structure de la capsule de la rate chez l'Acanthias. Compt. rend. Soc. de Biol., T. 55 (1903).*

85. — *Sur l'histogenèse de la fibre collagène et de la substance fondamentale dans la capsule de la rate chez les Sélaciens. Arch. d'Anat. microsc., T. 6 (1903), p. 109.*

86. — *Sur la substance amorphe du tissu conjonctif lâche. Compt. rend. Soc. de Biol., T. 55 (1903).*

87. — *Développement des lamelles du tissu conjonctif lâche. Ebenda, T. 57 (1904).*

88. ***Landwehr,*** *Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 5 (1881), p. 371; Bd. 6 (1882), p. 74; Bd. 8 (1884), p. 116; Bd. 9 (1885).*

89. ***Langer, K.***, *Zur Anatomie und Physiologie der Haut. I. Ueber die Spaltbarkeit der Cutis. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., Math.-naturwiss. Kl., Abt. 1, Bd. 44 (1861), p. 19.*

90. ***Lehrell, F.***, *Histochemische Untersuchungen über das bindegewebige Gerüst der Milz der Wirbeltiere. Inaug.-Diss. Basel, 1902; ferner Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 20 (1903).*

91. ***Levene, P. A.***, *Zur Chemie der Mucine. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 31 (1900), p. 395.*

92. ***Levy, O.***, *Ueber Versuche zur Frage von der funktionellen Anpassung des Bindegewebes. Anat. Anz., Bd. 21 (1902), Ergänzungsheft, p. 58.*

93. — *Ueber den Einfluß von Zug auf die Bildung faserigen Bindegewebes. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 18 (1904), p. 184.*

94. ***Leydig, F.***, *Vom Bau des tierischen Körpers Bd. 1, Tübingen 1864, p. 45.*

95. — *Zelle und Gewebe, Bonn 1885.*

96. ***Liebermann, Leo,*** *Embryochemische Untersuchungen. Pflügers Arch., Bd. 43 (1888), p. 71.*

97. ***Linser, P.***, *Ueber den Bau und die Entwicklung des elastischen Gewebes in der Lunge. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 13 (1900), p. 307.*

98. ***Loisel, G.***, *Formation et évolution des éléments du tissu élastique. Journ. de l'Anat., T. 33 (1897), p. 129.*

99. — *Développement des fibres élastiques dans le ligament cervical du cheval. Compt. rend. Soc. de Biol., Sér. 10, T. 1 (1894), p. 559.*

100. — *Formation et évolution des éléments du tissu élastique. Thèse de Paris, 1896.*

101. ***Loebisch, W.***, *Ueber Mucin aus den Sehnen der Rinder. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 10 (1885), p. 40.*

102. ***Loginow, W.***, *Zur Frage von dem Zusammenhang von Muskelfibrillen und Sehnenfibrillen. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., 1912, p. 171.*

103. ***Luchsinger, B.***, *Zur Architektur der Semilunarklappen. Pflügers Arch., Bd. 34 (1884), p. 291.*

103a. ***Lwoff, B.***, *Ueber die Entwicklung der Fibrillen des Bindegewebes. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., math.-naturwiss. Kl., Abt. 3, Bd. 99 (1889).*

104. ***Maas, E.***, *Die Anordnung und das mikrochemische Verhalten des Bindegewebes im Darm von Myxine. Festschr. f. Kupfer, 1899.*

105. ***Mall, F.***, *Das retikulierte Gewebe und seine Beziehungen zu Bindegewebsfibrillen. Abhandl. d. mat.-naturwiss. Kl. d. K. Sächs. Ges. d. Wissensch., Bd. 17 (1891), p. 300.*

105a. ***Maurer, F.***, *Die Entwicklung des Bindegewebes bei Siredon. Morph. Jahrb., Bd. 18 (1892).*

106. ***Martinotti, E.***, *Sur la réaction des fibres élastiques avec l'emploi du nitrate d'argent. Arch. Ital. d. Biol., T. 16 (1889), p. 253.*

107. ***Martinotti, C.***, *Sur la réaction des fibres élastiques avec l'emploi du nitrate d'argent etc. Anat. Anz., Bd. 11 (1899), p. 201.*

108. ***Melnikow-Raswedenkow, N.***, *Histologische Untersuchungen über das elastische Gewebe in normalen und pathologisch veränderten Organen. Beitr. z. pathol. Anat. u. z. allg. Pathol., Bd. 26 (1899).*

109. ***Merkel, Fr.***, *Ueber das Bindegewebe der Nabelschnur. Verhandl. d. Deutsch. Ges. d. Naturf. u. Aerzte, Nürnberg 1893.*

110. — *Zur Histogenese des Bindegewebes. Verhandl. d. Anat. Ges. 9. Vers. Basel, 1895.*

111. — *Betrachtungen über die Entwicklung des Bindegewebes. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 38 (1909).*

112. ***Metschnikoff, El.***, *Beiträge zur Morphologie der Spongien. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 27, p. 275.*

113. **Meves, Fr.,** *Ueber Strukturen in den Zellen des embryonalen Stützgewebes und über die Entstehung der Bindegewebsfibrillen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 75 (1910), p. 149. (Daselbst auch ausführliches Literaturverzeichnis.)*
114. **Mörner, C. Th.,** *Beitrag zur Kenntnis einiger Eigenschaften des Glutins. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 28 (1899), p. 471.*
115. — *Untersuchungen der Proteinsubstanzen in den lichtbrechenden Medien des Auges. Ebenda, Bd. 18 (1894), p. 213.*
116. **v. Morochowetz, E.,** *Zur Histochemie des Bindegewebes. Verhandl. d. Naturwiss.-med. Vereins zu Heidelberg, Bd. 1 (1877).*
117. **Müller, Fr.,** *Arch. f. Naturgesch. von Wiegmann, 1859, p. 311.*
118. **Müller, Heinrich,** *Ueber elastische Fasern im Nackenband der Giraffe. Würzburger naturwiss. Ztschr., Bd. 1 (1860), p. 162.*
119. **Müller, Johannes,** *Ueber die Struktur und die chemischen Eigenschaften der tierischen Bestandteile des Knorpel und Knochen. Ann. d. Physik u. Chem., Bd. 38 (1836), p. 295.*
120. **Müller, Fr.,** *Beitrag zur Kenntnis der Mucine. Ztschr. f. Biol., N. F., Bd. 42 (1901), p. 561.*
121. **Müller, Wilh.,** *Beitrag zur Kenntnis der Molekularstruktur tierischer Gewebe. Ztschr. f. rat. Med., 3. Reihe, Bd. 10 (1861), p. 173.*
122. **Nakai, M.,** *Ueber die Entwicklung der elastischen Fasern im Organismus und ihre Beziehung zur Gewebsfunktion. Virchows Arch., Bd. 182 (1905), p. 153.*
123. **Neuberg, C.,** *Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 37 (1903), p. 425.*
124. **Neumeister, R.,** *Lehrb. phys. Chem., 2. Aufl., Jena, G. Fischer, 1897.*
124a. **Nowikoff, M.,** *Studien über das Knorpelgewebe von Wirbellosen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 103 (1912), p. 661.*
125. **Obolensky,** *Ueber das Mucin des Nabelstranges. Pflügers Arch., Bd. 4 (1871), p. 349.*
126. **Pappenheim, J.,** *Grundriß der Farbchemie, Berlin 1901 u. Monatshefte f. prakt. Dermatol., Bd. 38 u. 39.*
127. **Pfeuffer, P.,** *Die elastischen Fasern des Ligamentum nuchae unter der Pepsin- und Trypsineinwirkung. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 16 (1879), p. 17.*
128. **Poljakoff, P. A.,** *Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Physiologie des lockeren Bindegewebes. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 45 (1895), p. 574.*
128a. **Quincke, G.,** *Annal d. Phys., Bd. 35 (1888); 4. Folge Bd. 9 u. 10 (1902).*
129. **Rabor, J. E.,** *Zur Histogenese der Bindesubstanzen bei den Mollusken. Verhandl. d. 5. internat. Zool. Kongr. Berlin, 1901, p. 796.*
130. **Ranvier, L.,** *Les éléments et les tissus du système conjonctive. Journ. de Micrographie, 1888—1891. (Vorlesungen.)*
131. — *Traité technique d'Histologie, 1875.*
132. **Reinke, F.,** *Grundzüge der allgemeinen Anatomie, Wiesbaden, Bergmann, 1901.*
133. — *Zellstudien. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 43 (1894), p. 384.*
134. — *Ueber die funktionelle Struktur der menschlichen Stimmlippe mit besonderer Berücksichtigung des elastischen Gewebes. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 9 (1897), p. 103.*
134a. **Retterer, E.,** *Développement et structure du tissu tendineux. Compt. rend. Soc. Biol., 1898, p. 581.*
134b. — *Développement et structure du tissu elastique. Ebenda, p. 744.*
135. **Retzius, G.,** *Ueber den Bau des Glaskörpers und der Zonula Zinnii in dem Auge des Menschen und einiger Tiere. Biol. Untersuch., N. F. Bd. 6 (1894).*
136. **Röhmann, F.,** *Biochemie, Berlin, Springer, 1908.*
137. **Rollett, Al.,** *Untersuchungen über die Struktur des Bindegewebes. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., math.-naturwiss. Kl., Bd. 30 (1858), p. 37.*
138. — *Von den Bindesubstanzen. Handb. d. Lehre v. d. Geweben, herausg. von Stricker. Leipzig, Bd. 1 (1871).*
139. — *Ueber die Eiweißkörper des Bindegewebes. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., math.-naturwiss. Kl., Bd. 39 (1860), p. 308.*
140. — *Ueber die Entwicklung des fibrillären Bindegewebes. Untersuch. a. d. Phys.-histol. Inst. zu Graz, 1872.*
140a. **Roux, W.,** *Gesammelte Abhandlungen Bd. 1, Leipzig 1895.*
141. **Sadikoff, Wl. S.,** *Untersuchungen über tierische Leimstoffe. I. Ueber Sehnenglutin. II. Ueber Knorpelglutine. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 39 (1903), p. 396 u. 411. V. Verfahren zur Darstellung des Leimes. Ebenda, Bd. 48 (1906), p. 130.*
142. **Schaffer, J.,** *Grundsubstanz, Intercellularsubstanz und Kittsubstanz. Anat. Anz., Bd. 19 (1901).*
142a. — *Ueber den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes. I. Teil. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 70 (1901), p. 109.*
143. **Schiefferdecker, P.,** *und* **Kossel, A.,** *Gewebelehre, 1891.*

144. **Schneider, Camillo,** *Lehrbuch der vergleichenden Histologie, Jena, G. Fischer, 1902.*

145. **Schöppler, H.,** *Ueber die feinere Struktur der Hirnarterien einiger Säugetiere. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 15 (1900), p. 267; Bd. 34 (1907), p. 505.*

145a. **Schuberg, A.,** *Beitrag zur vergleichenden Anatomie und zur Entwicklungsgeschichte der Lederhaut der Amphibien. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 90 (1908), p. 1.*

146. **Schultze, Max,** *Müllers Arch., 1856, p. 311.*

147. **Schulz, Hugo,** *Ueber den Kieselsäuregehalt menschlicher und tierischer Gewebe. Pflügers Arch., Bd. 84 (1901), p. 67.*

148. — *Weitere Mitteilungen über den Kieselsäuregehalt tierischer und menschlicher Gewebe, besonders der Whartonschen Sulze. Ebenda, Bd. 89 (1902), p. 112.*

149. **v. Schumacher, S.,** *Das elastische Gewebe der Milz. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 55, p. 151.*

150. — *Ueber elastische Fasern im Herzen und in der Aorta der Axolotls und der Forelle. Ctbl. f. Physiol., Bd. 12 (1898), p. 102.*

151. **Schwalbe, A.,** *Beitrag zur Kenntnis des elastischen Gewebes. Ztschr. f. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 2.*

152. **Seipp, J.,** *Das elastische Gewebe des Herzens. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 5 (1895), Heft 17, p. 63.*

153. **Semper, K.,** *Reisen im Archipel der Philippinen, Leipzig, Teil 2, Bd. 1 (1868), p. 171.*

154. **Siegfried, M.,** *Ueber die chemischen Eigenschaften des retikulierten Gewebes. Habil.-Schrift, Leipzig, Brockhaus, 1892. Auch Ber. d. Sächs. Ges. d. Wiss., 1892, p. 306.*

155. — *Reticulin and collagen. Journ. of Physiol., Vol. 28 (1902), p. 319.*

155a. **Smirnow, A. E.,** *Ueber die Beziehungen zwischen dem Muskel- und elastischen Gewebe bei den Wirbeltieren. Anat. Anz., Bd. 15 (1899), No. 23.*

156. **Spalteholz, A.,** *Das Bindegewebsgerüst der Dünndarmschleimhaut des Hundes. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., Suppl.-Bd. (1897), p. 373.*

156a. — *Ueber die Beziehungen zwischen Bindegewebsfasern und Zellen. Verhandl. d. Anat. Ges. Rostock, 1906.*

156b. **Spuler, A.,** *Beitrag zur Histologie und Histogenese der Binde- und Stützsubstanz. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 7 (1896).*

157. **Stenberg, S.,** *Einige Beiträge zur Histologie und Histochemie der Chorda. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., 1881, p. 105.*

158. **Studnička, F. K.,** *Ueber einige Grundsubstanzgewebe. Anat. Anz., Bd. 31 (1907), p. 497.*

159. **Stutzer, H. G.,** *Ueber elastisches Gewebe im menschlichen Auge. Arch. f. Ophthal., Abt. 2, Bd. 45 (1898), p. 322.*

160. **Sudakewitsch, E.,** *Das elastische Gewebe, sein Bau und seine Entwicklung, Kiew 1882 (russisch). (Ref. in Jahresber. v. Schwalbe-Hoffmann, Bd. 11, No. 6.)*

161. **Tebb, Christine,** *Reticulin and collagen. Journ. of Physiol., Vol. 27 (1902), p. 463.*

162. **Teuffel, E.,** *Zur Entwicklung der elastischen Fasern in der Lunge des Foetus und der Neugeborenen. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., 1902, p. 377.*

163. **Thürler, L.,** *Studien über die Funktion des fibrösen Gewebes. Inaug.-Diss. Zürich, 1884.*

164. **Toldt, C.,** *Ueber den feineren Bau der Cuticula von Ascaris megalocephala. Arb. a. d. Zool. Inst. zu Wien, Bd. 11 (1899).*

165. **Trautmann, A.,** *Die Verbreitung und Anordnung des ealstischen Gewebes in den einzelnen Wandschichten des Dünndarmes der Haussäugetiere. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 74 (1909).*

166. **Triepel, H.,** *Ueber die elastischen Eigenschaften des elastischen Bindegewebes, des fibrillären Bindegewebes und der glatten Muskeln. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 10 (1898), p. 1.*

167. — *Ueber gelbes Bindegewebe. Anat. Anz., Bd. 15 (1899), p. 300.*

168. — *Elastisches Gewebe und gelbes Bindegewebe. Ebenda, p. 488.*

169. — *Noch einmal das Wort „elastisch" in der Bezeichnung eines Gewebes. Ebenda, Bd. 17 (1900), p. 457.*

170. — *Das elastische Gewebe in der Wand der Arterien der Schädelhöhle. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 7 (1897), p. 189.*

171. — *Einführung in die physikalische Anatomie I—III, Wiesbaden, Bergmann, 1902 bis 1908.*

172. — *Das Bindegewebe im Schwanz von Anuren-Larven. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 32 (1911), p. 477.*

173. **Unna, P. G.,** *Notiz betreffend die Tänzersche Orceïnfärbung des elastischen Gewebes. Monatsschr. f. prakt. Dermatol., Bd. 12, p. 394.*
174. — *Elastin und Elaceïn. Monatsschr. f. prakt. Dermatol., Bd. 19 (1894), p. 397.*
175. **Virchow, R.,** *Weitere Beiträge zur Struktur der Gewebe der Bindesubstanz. Verhandl. d. Phys.-med. Ges. in Würzburg, Bd. 2 (1851).*
176. — *Notiz über den Glaskörper. Virch. Arch., Bd. 4 (1852).*
177. — *Ueber den menschlichen Glaskörper. Ebenda, Bd. 5 (1853).*
178. **Virchow, H.,** *Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Auges. Habil.-Schrift, Berlin 1882.*
179. — *Ueber die Zellen des Glaskörpers. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 25 (1884).*
179a. — *Ueber Glaskörperzellen. Verhandl. d. Physiol. Ges. zu Berlin, Jahrg. 1884/85, p. 37.*
180. **Virchow, R.,** *Kurze Bemerkungen über die Ostseebäder von Westpommern und Rügen nebst einigen vergleichend-histologischen Beobachtungen. Arch. f. pathol. Anat., Bd. 7 (1854).*
181. — *Die Identität von Knochen-, Knorpel- und Bindegewebskörperchen. Würzburger Verhandl., Bd. 2 (1851), p. 154 u. 314.*
182. **Virchow, H.,** *Die physikalische Natur des Glaskörpergewebes, die morphologische Natur desselben. Ber. d. Ophthalmol. Ges. zu Heidelberg, 1885.*
183. **Volkmann, A. W.,** *Ueber die Elastizität der organischen Gewebe. Müllers Arch., 1859, p. 293.*
184. **Waldeyer, W.,** *Kittsubstanz und Grundsubstanz etc. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 57 (1901), p. 1.*
185. **Weigert, C.,** *Ueber eine Methode zur Färbung elastischer Fasern. Ctbl. f. allg. Pathol. u. pathol. Anat., Bd. 9 (1898).*
186. **Wertheim, G.,** *Mémoire sur l'élasticité et la cohésion des principaux tissus du corps humain. Ann. de Chimie et de Physique, Sér. 3, T. 21 (1847), p. 385.*
186a. **Wundt, W.,** *Die Lehre von der Muskelbewegung, Braunschweig 1858.*
187. **Young, R. A.,** *The fibres of retiform tissue. Journ. of Physiol., Vol. 13 (1892), p. 332.*
188. **Zachariadès, P. A.,** *Sur la structure de la fibrille conjonctive. Etranglements fibrillaires, filaments axiles. Compt. rend. de l'Assoc. des Anat. 5. Sess. Liége 1903.*
189. — *Sur l'existence d'un filament axile dans la fibrille conjonctive adulte. Compt. rend. Acad., Paris 1903.*
189a. — *Sur la structure de la fibrille élémentaire du tendon. Compt. rend. Soc. Biol., T. 53, p. 1180.*
189b. — *Du développement de la fibrille conjonctive. Compt. rend. de l'Acad. des Sc. Paris, T. 126 (1898), p. 1.*
190. **Zoja, L.,** *Untersuchung über die Zersetzung des Elastins durch anaërobe Organismen. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 23, p. 236.*

X. Das Knorpelgewebe.

A. Anatomisches.

Indem wir uns jetzt zur Besprechung des Knorpelgewebes wenden, betreten wir ein Gebiet, welches merkwürdigerweise das Interesse der Physiologen in fast noch geringerem Grade in Anspruch genommen hat, als alle übrigen Skelettsubstanzen, denn man wird sich in den gangbaren Lehr- und Handbüchern der Physiologie vergeblich nach einer Würdigung dieser vom cellular-physiologischen Standpunkte aus vielleicht interessantesten Gewebeform umsehen. Daß die physiologische Chemie nicht achtlos an derselben vorübergehen konnte, ist ja selbstverständlich, und ich brauche hier nur an die Arbeiten von Mörner (46, 47) und Schmiedeberg (74) zu erinnern. Aber es fehlte das Wichtigste, die Beziehung zwischen den Ergebnissen der rein chemischen Untersuchung und dem lebendigen Substrat, obschon der erstgenannte Autor bereits in einer ersten Abhandlung den Weg gezeigt hatte, der hier zu betreten war. Gerade

der Umstand, daß aus der Grundsubstanz des Knorpels eine Reihe chemischer, gut charakterisierter Stoffe isoliert waren, hätte, sollte man meinen, veranlassen müssen, an einem Objekte, welches, wie wohl kaum ein zweites, Gelegenheit bot, die Lebensgeschichte einer Zellhülle näher zu studieren, den Versuch zu machen, die Ergebnisse der makrochemischen Gesamtanalyse durch mikrochemische Untersuchungen für die Physiologie der Knorpelzelle überhaupt erst fruchtbar zu machen. Dies ist aber erst in neuester Zeit, und zwar in mustergültiger Weise, durch F. C. C. Hansen (29) geschehen.

Obschon das kollagene (weiße) wie das elastische (gelbe) Bindegewebe eine ausgeprägt mechanische Bedeutung im Tierkörper besitzen und in diesem Sinne einer außerordentlich mannigfachen Verwendung fähig sind, so sind sie doch nicht eigentlich als Skelettsubstanzen im engeren Sinne zu bezeichnen. Für die Wirbeltiere und zum Teil auch für manche Wirbellose spielt in dieser Beziehung der Knorpel, ein anderes, in gewissem Sinne höheres Umwandlungsprodukt des ursprünglichen embryonalen Bindegewebes, welches sich dann weiterhin nicht nur morphologisch, sondern auch chemisch ganz wesentlich von den bisher besprochenen Formen mesenchymatischer Stützsubstanzen unterscheidet, eine viel wichtigere Rolle. Die durch den Verknorpelungsprozeß entstandenen Teile übertreffen an Festigkeit alle rein bindegewebigen Bildungen in den meisten Fällen sehr beträchtlich, sie sondern sich von ihrer weiteren Umgebung schärfer ab und werden vermöge ihrer besonderen physikalischen Eigenschaften zur Uebernahme spezieller Funktionen geeignet. „Teils dienen die Knorpel zum Offenhalten von Kanälen (Knorpel des Kehlkopfes und Bronchialbaumes), teils zum Schutze lebenswichtiger Organe (Schädelkapsel, Labyrinthkapsel, Wirbelkanal), teils zur Stütze von Fortsatzbildungen der Körperoberfläche (Extremitäten, Kiemenstrahlen) sowie zur Verbindung beweglicher Teile (Gelenkknorpel). Zugleich bilden sie feste Angriffspunkte für die in das Mesenchym eingebetteten Muskelmassen, von denen benachbarte Teile mit ihnen in festere Verbindung treten. Auf diese Weise ist durch histologische Metamorphose ein gesonderter Skelettapparat entstanden, der in demselben Maße an Komplikation zunimmt, als er mannigfachere Beziehungen zur Muskulatur gewinnt“ (O. Hertwig).

Bei aller Verschiedenheit der einzelnen typisch entwickelten Bindesubstanzen muß doch daran festgehalten werden, daß es sich hier um Gewebe handelt, welche genetisch außerordentlich nahe verwandt sind, so daß Uebergänge zwischen verschiedenen Formen sehr häufig vorkommen. Was speziell das Knorpelgewebe betrifft, so hebt auch Schaffer (66) hervor, daß dasselbe „durch eine Reihe unmerklich ineinander übergehender Zwischenformen mit anderen Formen der Stütz- und Bindesubstanzen so verbunden ist, daß es unmöglich wird, eine scharfe Grenze zu ziehen und zu sagen, hier endet das Bindegewebe im engeren Sinne des Wortes und hier beginnt das Knorpelgewebe; deshalb ist aber auch eine genauere Kenntnis dieser Uebergangsformen nötig und von Interesse; durch sie wird es uns erst möglich, einen Einblick in die formgestaltende Tätigkeit mechanischer Bedingungen und funktioneller Beanspruchung zu gewinnen“.

Hier ist vor allem der Faserknorpel (Bindegewebsknorpel) zu nennen, wie er z. B. in den Zwischenwirbelscheiben sowie in den manchen Sehnen einge-

lagerten Knorpeln (Achillessehne vom Frosch) vorkommt. Eingelagert in Hyalinknorpel, findet sich diese Gewebeform in den Rippenknorpeln und an gewissen Stellen der Kehlkopfknorpel. Hat die Grundsubstanz gänzlich den Charakter fibrillären Bindegewebes, so spricht man wohl auch von „chondroïdem Bindegewebe". Sind elastische Fasern resp. Fasernetze reichlich in der Grundsubstanz vorhanden, so sprich man von elastischem oder Netzknorpel, wie er sich namentlich an exponierten und vielfach bewegten Stützgebilden findet, welche Läsionen erleiden würden, wenn sie aus dem minder resistenten Hyalinknorpel beständen" (Ohrknorpel, Epiglottis). Als der eigentliche Prototyp des Knorpelgewebes stellt sich der Hyalinknorpel dar, der die Grundlage des Skelettes der Wirbeltiere und später die Gelenkknorpel, die Epiphysen, sowie die meisten Knorpel des Kehlkopfes und Bronchialbaumes bildet. [Bei niederen Wirbeltieren (Cyclostomen, Knorpelfischen) und gewissen Wirbellosen bleibt das Skelett dauernd knorpelig, während es bei den höheren Wirbeltieren später zum großen Teil durch Knochen ersetzt wird.] Jeder Schnitt durch einen hyalinen Knorpel zeigt sofort, daß hier die Zellen als morphologische Elemente eine viel größere Rolle spielen, als etwa im fibrillären Bindegewebe. Sie finden sich eingelagert in einer anscheinend ganz homogenen milchglasartig durchscheinenden Grundsubstanz und stellen in der Regel große rundliche oder ovale Plasmakörper dar, die sehr oft in größeren oder kleineren Gruppen (Nestern) zusammenliegen. Untersucht man von Natur aus dünne, durchsichtige Knorpellamellen von Kaltblütern (Proc. xiphoïdeus, Episternalknorpel vom Frosch oder die dünnen Knorpelplatten des Brustschultergürtels vom *Triton*) im überlebenden Zustande, so sieht man die Zellen ihre Höhlung vollständig ausfüllen; man kann sie aber durch chemische Mittel zum Schrumpfen bringen, so daß sie sich von der Wand der Knorpelhöhle ganz oder teilweise zurückziehen. Wie zuerst Heidenhain (31) und später Rollett (62) gezeigt haben, sind die Zellen mancher Hyalinknorpel sehr empfindlich gegen elektrische Ströme in Form von einzelnen Induktionsschlägen. In besonders hohem Grade scheint dies bei den Zellen der Tritonenknorpel der Fall zu sein. „Hier genügt, nach Rollett, ein einziger Schlag, und die Zellen schnellen ganz plötzlich wie ein gereizter quergestreifter Muskel unter den Augen des Beobachters zusammen. Die plötzlich kontrahierte Zelle erscheint grob granuliert, dunkler als früher, der Kern ist in derselben verborgen, und Betrachtung der Ränder der von der Höhle abgelösten Zelle lehrt, daß der nächste Grund des veränderten Aussehens der ist, daß die Oberfläche der Zelle eine maulbeerartig höckerige geworden ist." Diese Zustandsänderung ist eine dauernde und gleicht sich nicht wieder aus. Häufig finden sich im Plasmakörper der Knorpelzellen Fetttröpfchen, ferner Glykogen, worauf die braunrote Färbung bei Jodzusatz beruht. Die zwischen den Zellen befindliche Grundsubstanz erscheint bei frischen hyalinen Knorpeln oft ganz homogen. Doch läßt sich, wie später gezeigt werden wird, durch gewisse Mittel ihre Zusammensetzung aus Fibrillen und einer homogenen Zwischensubstanz nachweisen. Bütschli (11) und sein Schüler Novikoff (53) schreiben auch ihr eine wabige Struktur zu. Was man ohne Zuhilfenahme von Färbungsmitteln und sonstigen chemischen Reagentien wahrzunehmen vermag, ist eine Sonderung in verschieden stark lichtbrechende, die Zellen konzentrisch umgebende Schichten, die freilich nicht immer gleich deutlich ausgeprägt sind (Knorpelkapseln, Knorpelschalen, Höfe). Oft wurde der hyaline Knorpel hinsichtlich des Verhältnisses zwischen Zellen und Grundsubstanz mit Pflanzengeweben verglichen, und es boten gerade die Knorpelkapseln hierfür Anlaß, indem man sie als Zellmembranen deutete. Einen sehr bezeichnenden Ausdruck findet diese Auffassung noch in der letzten Auflage von Köllikers Handbuch der Gewebelehre, Bd. 1, p. 107. Hier heißt es von den Knorpelzellen: „Eine Membran ist anfänglich an denselben nicht sichtbar, später jedoch tritt bei Säugetieren an den meisten Orten eine deutliche Zellmembran auf, die sogenannte Knorpelkapsel, welche in demselben Ver-

hältnis zum Inhalte der Knorpelzelle oder dem früheren Protoplasten steht, wie die Cellulosemembran der Pflanzenzellen zum Inhalt derselben. Man hat daher an Knorpelzellen zwei Teile zu unterscheiden: 1) den Inhalt oder den Protoplasten (die eigentliche Knorpelzelle), ein zartes, membranloses Gebilde, und 2) die äußere Zellmembran oder die Knorpelkapsel, eine durch Ausscheidung des Protoplasten gebildete feste, helle oder gelbliche Lage, welche diesen dicht umgibt und durch fortgesetzte Ausscheidungen des Protoplasten, die an ihrer inneren Oberfläche sich ansetzen, ein geschichtetes Aussehen und eine sehr bedeutende Dicke erlangen kann.“ Daher wird also als Grundsubstanz (Intercellularsubstanz) nur die Masse zwischen den „Kapseln“ bezeichnet, während letztere selbst als integrierender Bestandteil der Zellen aufgefaßt werden, obwohl schon von LEYDIG (41) die Kapseln zur Grundsubstanz gerechnet werden. Da nun nach KÖLLIKER in gewissen Fällen (Knorpel von *Petromyzon* und *Myxine*) die Zwischensubstanz nur aus Kapseln bestehen sollte und da es andererseits gelungen war, auch in Knorpeln mit reichlicher Zwischensubstanz diese durch gewisse chemische und physikalische Mittel in sogenannten Zellterritorien, die man für mächtige Kapselsysteme hielt, zu zerlegen, kam man, wie SCHAFFER (l. c.) bemerkt, zu der Auffassung, daß die Knorpelsubstanz überhaupt aus untereinander verbundenen Kapselsystemen aufgebaut wird (HEIDENHAIN, l. c.; FREY; LANDOIS u. a.), eine Anschauung, die auch heute noch in den meisten Lehrbüchern vertreten erscheint.

Wie das beistehende, dem GEGENBAUR-FÜRBRINGERschen Lehrbuch entlehnte Schema (Fig. 258) ohne weiteres erkennen lässt, ist die Beziehung zwischen Knorpelzellen und Grundsubstanz eine derartige, daß die ersteren anfänglich nahe beieinander liegen

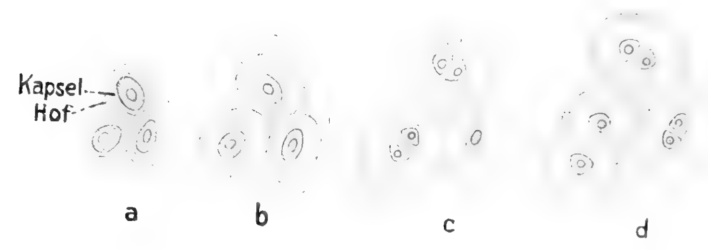


Fig. 258. Schema des Knorpelwachstums. (Nach FÜRBRINGER.)

und nur durch eine verhältnismäßig dünne Lage von Zwischensubstanz voneinander getrennt sind, deren Masse aber in der Folge durch fortdauernde Neubildung (Abscheidung) von seiten der Zellen immer mehr zunimmt, die infolgedessen mehr und mehr voneinander entfernt werden. Es ist klar, daß die (weiß gelassenen) Knorpelkapseln nur die jeweils jüngste Schicht der Grundsubstanz, die Höfe aber ältere chemisch und physikalisch veränderte frühere Knorpelkapseln darstellen. „Die Knorpelkapseln in a sind in b in die (grau bezeichnete) fertige Intercellularsubstanz übergegangen, die in b markierten Kapseln aber neue junge Bildungen (Sekrete B.) der Zellen von a. Das Entsprechende gilt für die Stadien c und d. In c haben sich mit dem interstitiellen Wachstum noch Zellteilungen kombiniert, von denen die linke untere mit weiter entfernten, d. h. durch reichlichere Zwischensubstanz getrennten Zellhälften früher statthatte als die obere, wo die Zellen noch näher beieinander liegen. . . . So verläuft der Prozeß des interstitiellen Wachstums weiter und führt naturgemäß zu einer erheblichen Vergrößerung des Volums des Knorpels, mit Zunahme seiner Intercellularsubstanz und Vermehrung seiner Zellen ohne wesentliche Vergrößerung derselben. An jungen Knorpeln heben sich die Knorpel-

kapseln oft nicht von der übrigen Intercellularsubstanz ab, an älteren sind sie meist sichtbar. Mit dem Alter wird die Zwischensubstanz in der Regel starrer und ununnachgiebiger; dann wird das Auseinanderweichen der aus den Zellteilungen hervorgehenden Zellhälften verhindert. Dieselben sind dann gezwungen, innerhalb der Knorpelkapseln dicht nebeneinander zu liegen, und können bei fortschreitenden Teilungen Gruppen förmlicher Nester von zusammenliegenden Zellen bilden. (Fürbringer.)

Wie man sieht, gehört zu jeder Zelle ein gewisser Bezirk der Grundsubstanz in demselben Sinne, wie etwa an einem Schnitt durch Dattelendosperm die von den Protoplasten gebildeten, außerordentlich stark verdickten Zellhüllen untereinander zu einer der Knorpelgrundsubstanz vergleichbaren Masse von großer Mächtigkeit verschmolzen sind. Wenn man sich klar macht, daß eine Knorpelkapsel nur sozusagen die jeweils jüngste Verdickungsschicht der betreffenden Zelle darstellt, welche immer wieder der „Grundsubstanz" einverleibt wird, so kann man den Vergleich mit stark verdickten Pflanzenparenchymen durchaus aufrecht halten, als Zellmembran (Zellhülle) muß dann aber natürlich der gesamte einer Zelle zuzurechnende Bezirk der Grundsubstanz aufgefaßt werden.

In bezug auf das Verhältnis zwischen Zelle und Grundsubstanz bietet das Knorpelgewebe der Cyclostomen sehr bemerkenswerte Verhältnisse dar, indem die Zellen stets in auffallendster Weise prävalieren. Schaffer (66—68) hat gezeigt, daß auch bei dem als Typus eines „Knorpels ohne Grundsubstanz" aufgeführten Kiemenknorpel von *Ammocoetes* sich zwischen den Zellen eine Intercellular- oder Grundsubstanz in Form eines zelltrennenden dünnwandigen Fachwerkes findet, welches sich mit Hämalaun, Methylviolett u. a. färben läßt. Ganz ähnlich sind auch die Knorpelstrahlen in der Schwanzflosse gebaut. Bei der ersten Entwicklung stellt jeder solche Strahl (bei etwa 3 cm langen Larven) eine geldrollenartige Säule aus in dorsoventraler Richtung abgeplatteten Zellen dar, deren Grenzen nicht zu erkennen sind. Etwas später treten solche scharf hervor und bezeichnen das erste Auftreten einer Grund-(Intercellular-)Substanz (Fig. 259 a u. b), die als ein gemeinschaftliches, durch Ausscheidung erzeugtes Produkt der Zellkörper zu deuten ist, „welches an den Stoffwechselvorgängen und Wachstumserscheinungen derselben auch fernerhin noch teilnimmt und so die Zellkörper wie ein lebender Kitt verbindet". Während es in diesem Falle durch kein Mittel gelingt, „Kapseln" um die Zellen sichtbar zu machen, finden sich solche in deutlichster Entwicklung im Schwanzknorpel von *Petromyzon*. „Hier besteht die Knorpelgrudsubstanz (Intercellularsubstanz) aus „Kapseln", d. h. den die Zellen unmittelbar umgebenden Zonen, die sich optisch, physikalisch und mikrochemisch verschieden erweisen, und einer dieselben trennenden oder verbindenden interkapsulären Substanz (Fig. 259 c, d). Diese letztere entspricht unzweifelhaft dem, was in der Botanik als Intercellularsubstanz bezeichnet wird, während die Kapseln im gegebenen Falle meiner Ansicht nach unbedenklich als Zellmembranen aufgefaßt werden können. Legt man aber von morphologischen Gesichtspunkten aus Wert darauf, den ganzen Komplex interkapsuläre Substanz + Kapseln als „Grundsubstanz" den Zellkörpern gegenüberzustellen, so ist auch dagegen nichts Wesentliches einzuwenden, denn es liegt kein Grund vor, eine solche Bezeichnung bei einem Pflanzenparenchym, namentlich einem solchen mit stark verdickten Zellen, für unzulässig zu halten. Intercellularsubstanz und der Komplex der chemisch oft sehr verschiedenen Verdickungsschichten einer Pflanzenzelle stehen genetisch zu dem Plasmakörper ganz in gleicher Beziehung, wie die Kapseln mit ihrer Zwischensubstanz in den eben angeführten Fällen. Daß die Knorpelgrundsubstanz dauernd einen viel höheren Grad

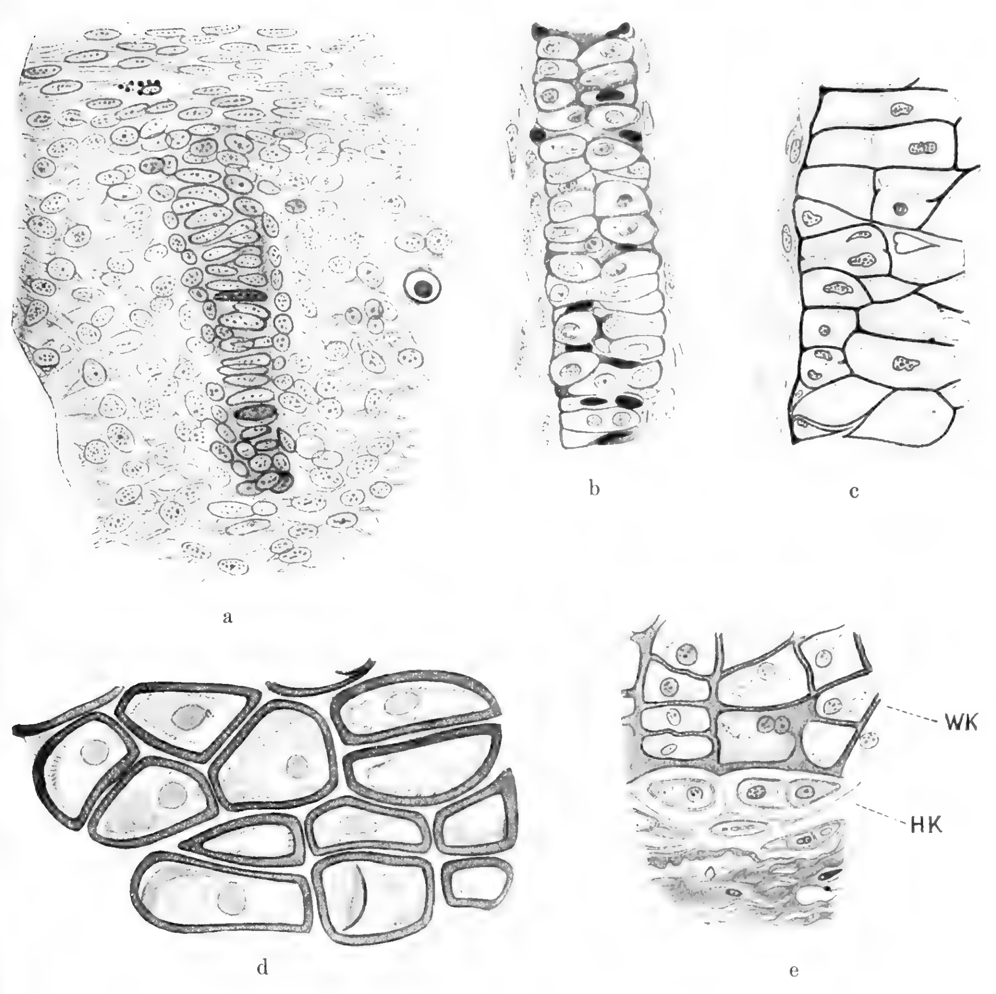


Fig. 259. a *Ammocoetes*. Längsschnitt durch einen jungen Knorpelstrahl aus der Rückenflosse eines 3 cm langen Exemplares. b *Ammocoetes*. Proximaler Teil eines ventralen Flossenstrahlen eines 9 cm langen Exemplares im sagittalen Längsschnitt. c *Petromyzon fluv.* Oberflächliche Partie eines sagittalen Längsschnittes durch das distale Ende eines dorsalen Flossenstrahles. Die Kapseln (hell) sind durch Eosin rot gefärbt zu denken, die (dunkle) interkapsuläre Substanz erscheint (durch Haemalaun) blau. d *Petromyzon fluv.* Partie aus der Mitte des basalen Teiles eines ventralen Flossenstrahles. Färbung mit saurem Orcein nach UNNA-TAENZER. Die Kapseln erscheinen dunkel, die Zwischensubstanz hell. e *Petromyzon marinus*. Oberflächliche Partie eines Querschnittes durch den proximalen Teil eines Flossenstrahles. *WK* weicher Knorpel, *HK* harter Knorpel, die Zellen des letzteren sind unmittelbar von der Kapsel (dunkel) umgeben, darauf folgt der breite (lichte) Zellhof und schließlich die Zwischensubstanz. (Nach SCHAFFER.)

von „Vitalität" besitzt, daß sie wächst und auch in Schichten, welche mit dem Plasmakörper nicht mehr in unmittelbarer Berührung stehen, unter Umständen eingreifende chemische Veränderungen erfährt, kann in keiner Weise als Gegengrund geltend gemacht werden, denn auch von jugendlichen Pflanzenzellmembranen ist derartiges bekannt. Das Wesentliche scheint mir in beiden Fällen die Tatsache zu sein, daß

alles, was zwischen den zu einem „Gewebe“ verbundenen Plasmakörpern gelegen ist, so verschieden es im chemischen und physikalischen Sinne sein mag, als ein Abscheidungsprodukt der letzteren aufgefaßt werden muß, an dem jede einzelne Zelle ihren bestimmten Anteil hat. Ob diese Anteile nun dauernd durch sichtbare Grenzen voneinander gesondert bleiben oder aber zu einer einheitlichen Masse miteinander verschmelzen, das scheint mir im Grunde ziemlich unwesentlich zu sein, und ich vermag nicht einzusehen, daß einer solchen rein begrifflichen Unterscheidung zwischen Membransubstanz, Grundsubstanz und Intercellularsubstanz die große Bedeutung zukommt, die ihr von manchen zugeschrieben wird. In ähnlichem Sinne äußert sich auch HANSEN (l. c. p. 700). Für ihn sind „die prätendierten Zellterritorien nur das Symptom der ungleichen chemischen Widerstandsfähigkeit der Grundsubstanz, die oft auf sekundären histochemischen Abänderungen beruhen“. Dagegen erkennt er durchaus an, „daß jede Zelle gewissermaßen als spezielles Zentralorgan für das in der Nähe liegende Territorium der Grundsubstanz betrachtet werden kann“.

Bei Untersuchung der Entwicklung des Hyalinknorpels von *Salamandra* und *Triton* war STRASSER (86) zu ganz ähnlichen Resultaten gelangt, wie SCHAFFER an seinen Objekten. Er findet ebenfalls im ursprünglichen Blastem dichtgedrängte Kerne, zwischen denen Plasma oft kaum nachzuweisen ist. Stellenweise bemerkt man eine zellscheidende Zwischensubstanz in Form eines Alveolenwerkes, ähnlich wie die Intercellularsubstanz mancher Pflanzenparenchyme. Als Beispiel für einen Knorpel, in dem die Zwischensubstanz einzig und allein von „Kapseln“ aufgebaut sein soll, führt KÖLLIKER (l. c.) die harten gelben Knorpel von *Myxine* an. Ein Schnitt durch den mittleren Teil des sogenannten Zungenbeines, welches die mächtigste Anhäufung dieser Knorpelart darstellt, bietet ein sehr charakteristisches Bild (Fig. 260a). Schon im ungefärbten Zustande erscheinen die Grenzen der Zellhöfe (Bezirke) sehr scharf als schwächer lichtbrechende schmale Scheidewände ausgeprägt, welche in den Knotenpunkten Zwickel bilden. In den Lücken dieses zusammenhängenden Alveolenwerkes liegen die Zellen mit ihrer hyalinen „Circumcellularsubstanz“ (Grundsubstanz, Zellhüllen, Kapseln). Wie später zu besprechen sein wird, lassen sich durch geeignete Färbungsmethoden an diesen Zellhüllen noch weitere Differenzierungen nachweisen. Nach außen hin nimmt an dem genannten Knorpel die zwischen den Zellen gelegene Masse (Grundsubstanz) außerordentlich zu, so daß das Bild durchaus an das eines grundsubstanzreichen Hyalinknorpels erinnert (Fig. 260b). Die Intercellularsubstanz (primäre Kitt- oder Grundsubstanz) oder, wie SCHAFFER sie bezeichnet, „interterritoriale Substanz“ erscheint dann auf ein ganz zartes Alveolenwerk beschränkt, welches frisch oft kaum zu erkennen ist und erst gefärbt deutlicher hervortritt. In der Umgebung der Zellen ist die Grundsubstanz meist konzentrisch geschichtet, so daß ein ziemlich breiter Hof aus abwechselnd stärker und schwächer brechenden Kugelschalen entsteht (Fig. 260c). Es ist sehr bemerkenswert, daß die Intercellularsubstanz (primäre Grundsubstanz) in den älteren Teilen des Knorpels (im Inneren) ungleich mächtiger entwickelt ist als in den oberflächlichen Lagen.

Neben dieser harten, an Grundsubstanz reichen (gelben) Knorpelart findet sich auch bei *Myxine*, wie bei *Ammocoetes* und *Petromyzon* weicher, fast nur aus Zellen bestehender Knorpel, dessen Intercellularsubstanz meist eine Zusammensetzung aus interterritorialer Grundsubstanz (primärer Kittsubstanz) und sekundär eingelagerten Zellhöfen (Kapselsubstanz) erkennen läßt.

Unter den Wirbellosen findet sich echtes Knorpelgewebe nur bei Mollusken, Arthropoden und Würmern, während bei den Cölenteraten nur ein knorpelähnliches Bindegewebe vorkommt (NOWIKOFF, 54). Bezüglich des Reichtums an Grundsubstanz läßt sich nur das Knorpelgewebe der Cephalopoden mit dem typischen

Hyalinknorpel der Wirbeltiere vergleichen, doch unterscheidet es sich sehr wesentlich dadurch, daß die Zellen verzweigt sind und vielfach miteinander anastomosieren (vgl. FÜRBRINGER) freilich entsprechen die von NOWIKOFF (l. c.) mitgeteilten Bilder (Fig. 261 a); gar nicht den bisher bekannten, die er als „Pseudostrukturen" (durch Schaben mit dem Messer hervorgebracht) erklärt. Die Grundsubstanz bildet „eine einheitliche Masse, in welcher man entweder gar keine oder nur sehr schwach entwickelte Knorpelkapseln unterscheidet". Dagegen sind die Knorpel der Subradularmasse der Gastropoden als weiche Zellen-(Parenchym-)Knorpel charakterisiert, deren feinerer Bau im wesentlichen mit dem oben geschilderten der Cyclostomen- und Myxine-Knorpel übereinstimmt (sogenannter Knorpel ohne Grundsubstanz). Die Zellen sind hier unverzweigt und von großen, den Hauptteil der Zellkörper erfüllenden Flüssigkeitsvakuolen durchsetzt. Die Grundsubstanz läßt auch hier meist deutlich eine

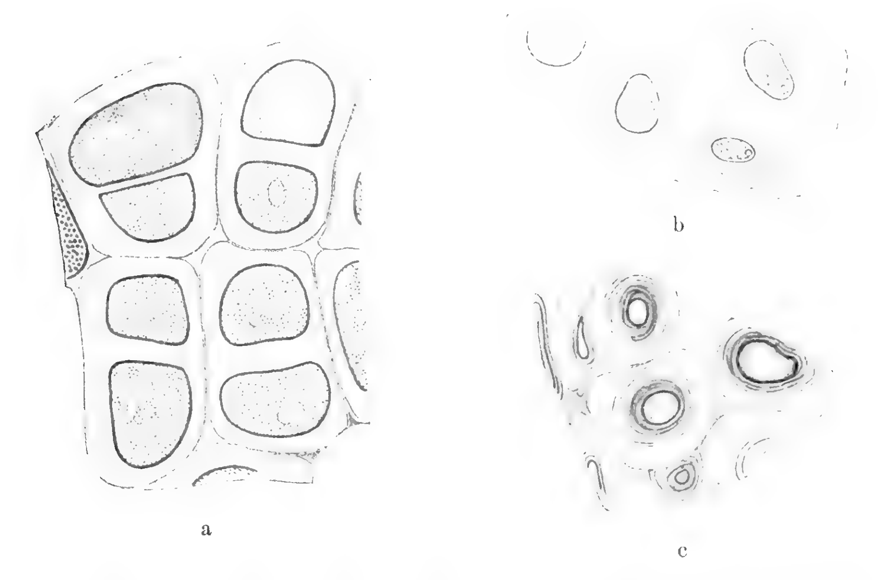


Fig. 260. a *Myxine*. Harter Knorpel; Teil eines Querschnittes durch das sogenannte Zungenbein; man sieht die Zellen in „Kapseln" eingeschlossen (innerer schwarzer Kontur) von (hellen) „Zellhöfen" umgeben, welche durch die „interterritoriale Grundsubstanz" (Intercellularsubstanz) getrennt werden. b und c *Myxine*. Zungenbeinknorpel. Zellen mit geschichteten Zellhöfen. In c ist nach Färbung mit Pikrofuchsin die Kapsel und der innere geschichtete Zellhof rot, der äußere (weiß gelassene) gelb, die interterritoriale Substanz schwach rötlich gefärbt zu denken. (Nach SCHAFFER.)

Sonderung in die Zellen unmittelbar umgebende „Kapseln", ferner „Höfe" und Intercellularsubstanz erkennen. NOWIKOFF schreibt ihr eine wabige Struktur zu. Bei den Würmern kommt Knorpelgewebe nur bei den Sabelliformia unter den Chätopoden vor. Es entwickelt sich hier als Stützapparat in den Kiemenfäden. Die Zellen zeigen das gleiche blasige pflanzenzellenähnliche Aussehen, wie die Zellen im Knorpel der Gastropoden; an der Grundsubstanz, welche die verhältnismäßig dünnen Scheidewände bildet, lassen sich an ganz feinen Schnitten zwei Schichten unterscheiden, die Kapseln und eine sie trennende primäre Kittsubstanz (Fig. 261 b). Von den Arthropoden zeigt nur die Gattung *Limulus* typisches Knorpelgewebe und zwar in der Basalregion der Kiemen. Dem Bau nach schließt es sich durchaus an die besprochenen Formen an.

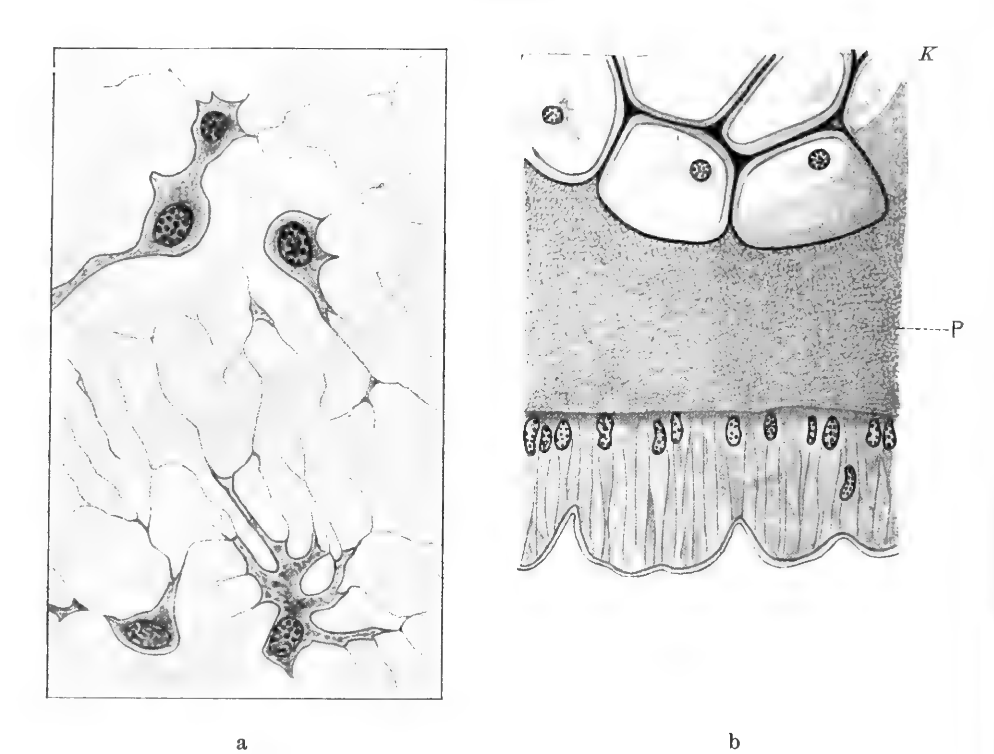


Fig. 261. a *Sepia officinalis.* Verzweigte Zellen in der inneren Lage des Kopfknorpels. b *Subella reniformis.* Teil eines Querschnittes durch einen Kiemenhauptstrahl, *K* Knorpel, *P* Perichondrium, welches aus „amorphem Kollagen" bestehen soll. (Nach Nowikoff.)

B. Funktionelle Strukturen.

Ob auch dem Knorpelgewebe eine von der mechanischen Beanspruchung abhängige und ihr angepaßte funktionelle Struktur zukommt, ist mehrfach bezweifelt worden (Dekhuyzen, 15a). Seit man aber gelernt hat, den feineren Bau der Teile von diesem Gesichtspunkt aus besser zu beurteilen, sind eine ganze Menge von Beispielen bekannt geworden, Strukturen, welche nicht minder klar als Bindegewebe oder Knochen zeigen, daß Form und Anordnung der Zellen und daher auch der von diesen gebildeten Grundsubstanz von der jeweiligen mechanischen Beanspruchung wenigstens mitbedingt wird. Was nun diese letztere selbst betrifft, so charakterisieren sich Knorpel wie Knochen schon dadurch als eigentliche Skelettsubstanzen, daß sie im Gegensatz zum Binde- und elastischen Gewebe, die in der Hauptsache auf Zug beansprucht werden, sich vorzugsweise dort entwickelt finden, wo einer Druckbeanspruchung Widerstand zu leisten ist. Triepel (100a) stellt daher den beiden erstgenannten Geweben als „ziehfähige" die letzteren als „drückfähige" gegenüber. Der Unterschied ist allerdings nicht durchgreifend; primärer Zug kommt auch bei drückfähigen Geweben vor, und gelegentlich (z. B. Delphinflosse) hat auch ziehfähiges Gewebe die Aufgabe, einem senkrecht zu seiner Faserrichtung wirkenden Druck zu begegnen. So viel steht jedenfalls fest, daß dort,

wo Druck als Teilbeanspruchung bei Biegung oder Knickung auftritt, nur drückfähige Gewebe als Baumaterial im Organismus Verwendung finden. Nach dem Gesagten ist es denkbar, daß die Art der Beanspruchung zur Entwicklung eines bestimmten Gewebes in kausaler Beziehung steht, daß also ziehfähige Gewebe in erster Linie durch Zug, druckfähige durch Druck gebildet werden (TRIEPEL, l. c.). Demgemäß wären beim Knorpelgewebe hauptsächlich Strukturen zu erwarten, welche einer Anpassung an Druckbeanspruchung entsprechen. In ganz augenfälliger Weise tritt uns dies entgegen in allen den Fällen, wo einerseits Knorpel mit reichlicherer Grundsubstanz (harte, typische Hyalinknorpel) und andererseits zellenreiche, weiche Knorpel mit ganz spärlicher Grundsubstanz zur Verwendung kommen. Die geringe Entwicklung der Grundsubstanz, z. B. im Kiemenknorpel von *Ammocoetes*, bedingt dessen Weichheit und Biegsamkeit, die architektonische Anordnung der Zellen die Biegsamkeit der Kiemenstrahlen, deren sie bedürfen, um die rhythmischen Bewegungen bei der Respiration mitzumachen. Vollkommen verschieden davon ist das Knorpelgewebe, welches beim gleichen Tier die Schädelkapsel zusammensetzt. Dasselbe besitzt einen hohen Grad von Festigkeit, wie es der Funktion dieser Knorpelstütze und Umhüllung wichtiger Weichteile entspricht. Ebenso wie die Unterschiede zwischen Schädel- und Kiemenknorpel von *Ammocoetes* ist auch die größere Festigkeit des Schwanzflossenknorpels von *Petromyzon fluviatilis* in mechanisch-funktionellen Momenten begründet. „Die Schwanzflosse des großen Flußneunauges ist eine kräftige Steuervorrichtung, welche von mächtigen Muskelmassen bewegt wird, die sämtlich zu beiden Seiten des Achsenskelettes lagern. Den Angriffspunkten der Kraft entsprechend finden wir hier die verhältnismäßig starren Bogenstücke, welche in Bau und Chemismus mit dem harten Schädelknorpel übereinstimmen. Dieselben dienen einerseits dem Rückenmark zum Schutz, andererseits den Flossenstrahlen selbst zum Ursprung. Der proximale Abschnitt der letzteren wird auch noch von den Muskeln bedeckt und muß bei möglichster Festigkeit eine gewisse Elastizität besitzen, während die distalen Enden der Strahlen eigentlich nur die dünne Hautduplikatur des Flossensaumes zu stützen haben. Dazu genügt das weiche, aber hochgradig biegungselastische Material, wie es die distalen Strahlenabschnitte darstellen. Von dieser Elastizität kann man sich unmittelbar überzeugen, wenn man an einem frisch abgeschnittenen Schwanze die Haut (durch kräftigen Nadelzug) entfernt und so die Strahlen freilegt. Diese verbiegen und verschlingen sich, legen sich um die Nadel; bringt man sie jedoch in Wasser, so schnellen sie förmlich in ihre Lage zurück. Selbstverständlich ist auch die Anordnung der Strahlen für die Kraft, welche bei der Seitwärtsbewegung zur Verdrängung des Wassers ausgeübt wird, von Bedeutung. Je näher dem freien Flossensaume, desto dichter aneinander erscheinen die Strahlenenden gelagert, was durch immer feinere Aufteilung derselben erreicht wird.“ (SCHAFFER, l. c.)

Ein weiteres interessantes Beispiel dafür, daß die gesteigerte mechanische Leistung allein, unabhängig von der Tierart, imstande ist, neue Gewebsformationen zu erzeugen, bietet *Petromyzon marinus*. Hier tritt an besonders großen und kräftigen Exemplaren ein Knorpelgewebe auf, welches in Spuren schon bei großen Flußpricken beobachtet wird. Man findet nach der Basis der Knorpelstrahlen der distalen Rückenflosse hin eine oberflächliche Schicht von Knorpel-

gewebe, dessen Zellen nicht mehr die für das weiche Knorpelgewebe der Petromyzonten charakteristische polyedrische Form besitzen, sondern ovoïd oder ellipsoïdisch gestaltet sind, jede von einer dicken Kapsel umschlossen, und zwischen denselben eine verhältnismäßig reiche Grundsubstanz mit Trennungslinien (Intercellularsubstanz), die um jede Kapsel einen Zellhof abgrenzen; kurz dieses Knorpelgewebe stimmt morphologisch vollkommen mit dem harten oder gelben Schädelknorpel des Tieres überein. Daß dadurch einer möglichst starken Versteifung der stützenden Knorpelstrahlen gedient wird, ist ohne weiteres klar (SCHAFFER, l. c.).

Auch bei *Myxine* finden wir die Verbreitung weichen, grundsubstanzarmen Knorpelgewebes durchaus „entsprechend der funktionellen Verwendbarkeit dieses biegsamen und elastischen Materiales". „Es bildet hier die Stütze und Umhüllung beweglicher Teile des Schädels; so in den Tentakeln als Mundknorpel, im Nasenrohr und der Nasenkapsel, im subnasalen Stab, im knorpeligen Boden des Nasenrachenganges, im Zungenknorpel, um das vordere Chordaende, als Verbindungs- und Nahtknorpel zwischen den harten Schädelknorpeln in den Nähten zwischen den hartknorpeligen Stücken des sogenannten Zungenbeines wie auch des Zungenknorpels. Weiter besteht das ganze Gerüst des Schlundkorbes und Schlundsegels aus weichem Knorpel; auch der Knorpel der Schwanzflosse ist weicher Knorpel." (SCHAFFER.) Diese weichen Knorpel von *Myxine* sind nicht, wie z. B. die Kiemenstäbe von *Ammocoetes*, ausschließlich auf Biegungselastizität beansprucht, „sondern müssen mit Biegsamkeit auch eine gewisse Festigkeit verbinden. So z. B. wird der Zungenknorpel beim Vorziehen aus der Mundöffnung zu einer ebenen oder sogar leicht konvexen Platte entfaltet, beim Zurückziehen zu einer stark konkaven Rinne aufgebogen oder eingerollt. Anderseits muß er, als Träger der Zahnplatten bei der raspelnden Bewegung derselben, wobei die Zunge stark gegen den Körper des Angriffsobjektes gedrückt wird, eine nicht geringe Druck- und Zugfestigkeit entwickeln." Diesen mechanischen Anforderungen wird anscheinend durch eine häufig zu beobachtende inselweise Verstärkung der weichen Knorpelgrundsubstanz entsprochen (SCHAFFER). Die Verbreitung des Knorpelgewebes bei Wirbellosen liefert ebenfalls interessante Beispiele für die Abhängigkeit der Struktur von der Funktion. So sehen wir den zum Schutze wichtiger Teile bestimmten Kopfknorpel der Cephalopoden fast ebenso reich an Grundsubstanz wie den typischen Hyalinknorpel der höheren Wirbeltiere, während die einer ähnlichen Funktion, wie die grundsubstanzarmen weichen Zellenknorpel der Cyclostomen, dienenden Knorpel der Gastropoden und Würmer auch einen ganz übereinstimmenden Bau aufweisen. Interessant ist es, daß die einzelnen den Stützapparat der Gastropodenradula bildenden Knorpelstücke keineswegs immer den gleichen Bau besitzen (NOWIKOFF, l. c.). So bestehen bei *Patella* (*coerulea*) die beiden Vorderknorpel (Fig. 262) aus kleinen, durch reichlichere Grundsubstanz getrennten Zellen, während die Elemente der Hinterknorpel viel größer und durch feinere Zwischenwände getrennt sind. In beiden Knorpeln ist eine gruppenweise Anordnung der Zellen zu bemerken, doch erscheint diese im Hinterknorpel viel deutlicher ausgeprägt. Die erwähnten Verschiedenheiten faßt NOWIKOFF „als Ausdruck einer funktionellen Anpassung" auf: „Der Vorder-

knorpel bildet nämlich den unmittelbar unter der Radula liegenden Teil des Stützapparates und bedarf daher einer besonders großen Druckfestigkeit im Vergleiche mit anderen Knorpelstücken. Solche Druckfestigkeit wird schon in einem gewissen Maße durch die dickeren Grundsubstanzwände des Vorderknorpels erzielt. Diese Wände bilden ein System von Balken resp. Platten, welche in der Richtung der Druckkräfte, die auf den Knorpel einwirken, gestellt sind. Für die mechanische Beanspruchung des Vorderknorpels von *Patella* spielt außerdem die aus kleineren Zellen und einer reichlicheren Grundsubstanz bestehende Knorpelhülle eine sehr wichtige Rolle. Diese Hülle umgibt ihn in Form eines festen Zylinders und verleiht ihm auf diese Weise einen bedeutenderen Grad von Druck- und Biegungsfestigkeit.“ Es erinnert dies an die oben besprochenen Verhältnisse an der Basis der Knorpelstrahlen der distalen Rückenflosse von *Petromyzon marinus*. Die Vergleichung der beiden Objekte bietet, wie NOWIKOFF bemerkt, ein schönes Beispiel dafür, „daß unter dem Einfluß funktioneller Anpassung identische und dabei höchst eigentümliche histologische Bildungen bei systematisch weit entfernten Tierformen auftreten können“.

Eine ähnliche Architektur wie im Vorderknorpel von *Patella* begegnen wir, nur noch deutlicher ausgeprägt, im Subradularknorpel von *Fissurella graeca*. „Die Versteifung des Organes wird hier hauptsächlich durch die Anordnung der Grundsubstanz in der inneren Knorpelregion erzielt. In Fig. 262, 3 sieht man, daß die ganze Knorpelmasse von einer Art vertikaler Balken durchzogen wird. Diese Balken oder richtiger Grundsubstanzplatten bilden die Grenzen zwischen den ältesten Zellgruppen; sie sind aber stets in der Richtung der Druckkräfte angeordnet, welche während der Kaubewegungen von der Radula auf den Knorpel ausgeübt werden.“ Die Zweckmäßigkeit einer solchen mechanischen Einrichtung tritt auch bei Betrachtung der Fig. 262, 2 hervor, welche Querschnitte durch den Knorpelapparat nebst der darauffliegenden Radula (*R*) schematisch darstellt. „Man erkennt, daß beim Drücken auf die Radula von unten die beiden Vorderknorpel (*Vk*) etwas auseinandergeschoben werden, wobei die Drucklinien bzw. Trajektorien in ihrem Inneren mit dem Verlauf der erwähnten Balken bzw. Platten zusammentreffen sollen“ (NOWIKOFF). Ein weiteres Beispiel für gleiche Struktur infolge gleicher Funktion liefern die Kiemenstrahlen der Sabelliden (Würmer) und die Flossenstrahlen von *Ammocoetes* (Fig. 263 a und b). In beiden Fällen erscheinen auf Längsschnitten die Zellen plattgedrückt in der Richtung der Längsachse und in Form von Säulchen geordnet und es wird dieser Bau bedingt durch die erforderliche Biegungsfestigkeit der betreffenden Teile.

Entsprechend den gesteigerten mechanischen Anforderungen begegnen wir viel verwickelteren architektonischen Verhältnissen beim Hyalinknorpel der höheren Wirbeltiere. „Die Beanspruchungen, denen dieser ausgesetzt ist, sind verschiedener Art. Beanspruchung auf Zug kommt vielfach in der Form der Reibung vor (Gelenkknorpel). Die Größe der hier auftretenden Zugspannungen ist freilich als außerordentlich gering anzuschlagen, so daß sie zwar auf die Ausbildung feinerer Strukturen einen Einfluß haben kann, aber nicht von merklichen Formänderungen begleitet ist.“ (TRIEPEL.) Nach ROUX hätte man allerdings in der Verschiebung der Teile in zueinander annähernd

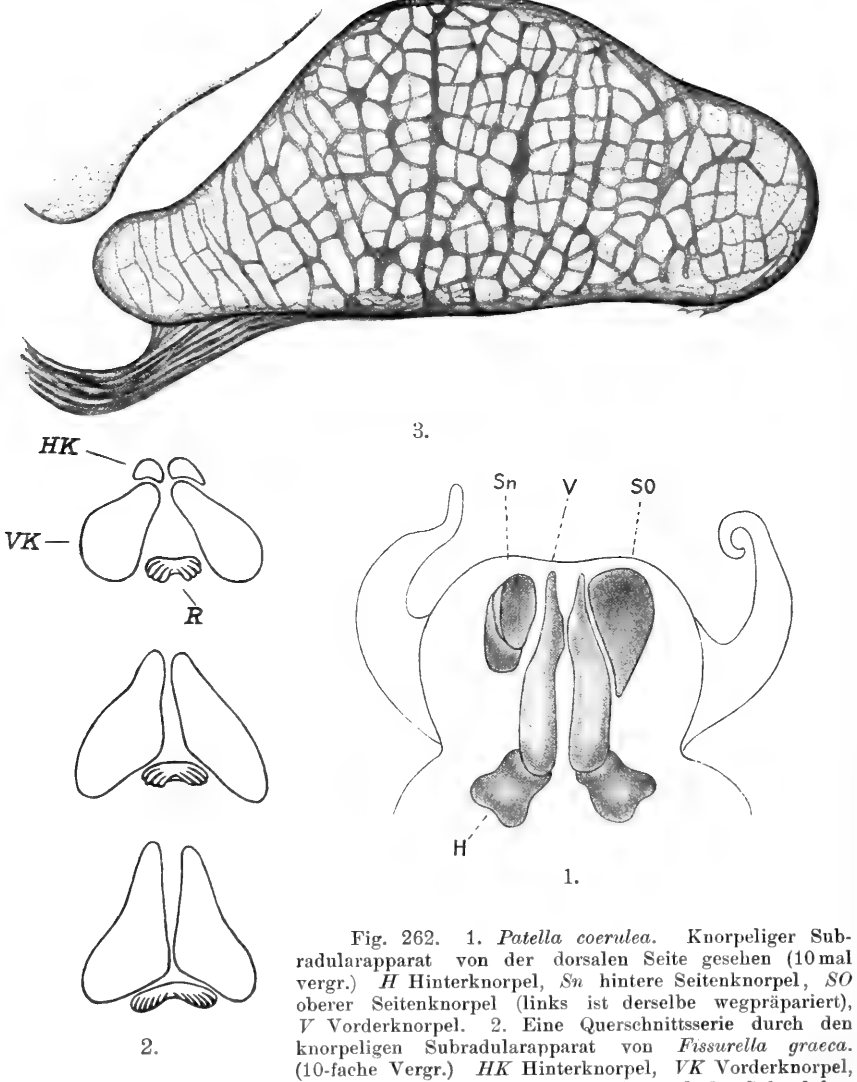
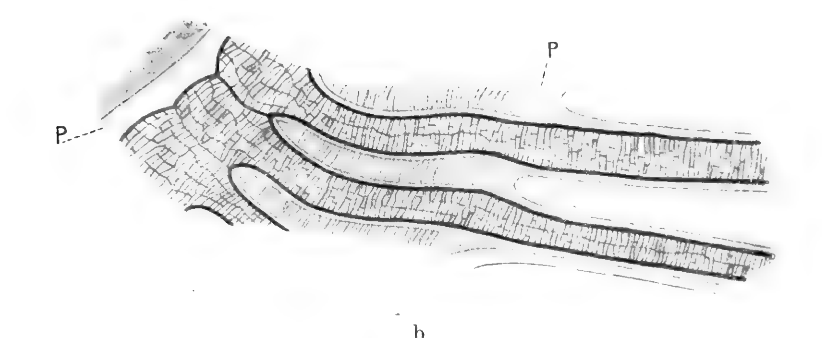


Fig. 262. 1. *Patella coerulea.* Knorpeliger Subradularapparat von der dorsalen Seite gesehen (10 mal vergr.) *H* Hinterknorpel, *Sn* hintere Seitenknorpel, *SO* oberer Seitenknorpel (links ist derselbe wegpräpariert), *V* Vorderknorpel. 2. Eine Querschnittsserie durch den knorpeligen Subradularapparat von *Fissurella graeca.* (10-fache Vergr.) *HK* Hinterknorpel, *VK* Vorderknorpel, *R* Radula. 3. *Fissurella graeca.* Querschnitt durch den Vorderknorpel des Subradularapparates. Vergr. 41. (Nach Nowikoff.)

parallelen Schichten (Abscherung) den spezifischen Lebensreiz des Knorpels zu erblicken. „An Stellen, wo die Abscherungsintensität unter ein Minimum sinkt, verändert sich der Knorpel; er verkalkt bei noch stattfindendem Druck; ist er dann durch diese verkalkte starre Nachbarschaft auch noch stellenweise vor starkem Druck und Zug geschützt, so wird seine Grundsubstanz an diesen Stellen aufgefressen. Solche Stellen finden sich bei den kurzen, d. h. nach allen Dimensionen annähernd gleich großen knorpeligen Gebilden im Zentrum, da bei den Verschiebungen der sich berührenden Skeletteile aneinander die Abscherung an der Oberfläche am stärksten ist. Bei langen und



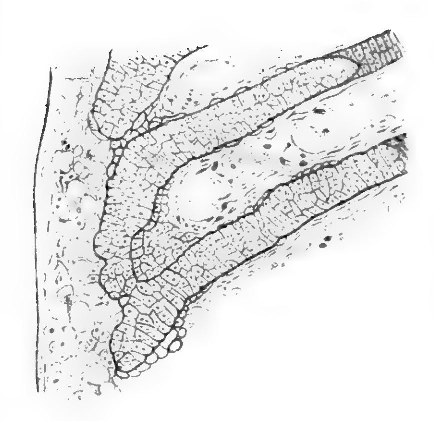


Fig. 263. a *Ammocoetes*. Der proximale Abschnitt von zwei Flossenstrahlen eines 9 cm langen Exemplares im sagittalen Längsschnitt. b *Branchiomma Kölliker*i. Längsschnitt durch zwei Kiemenhauptstrahlen, *P* Perichondrium. (a nach SCHAFFER, b nach NOWIKOFF.)

daher auf Durchbiegung in Anspruch genommenen knorpeligen Gebilden sind solche Stellen an der Oberfläche des mittleren Teiles, weil hier reiner Druck oder Zug, aber keine Abscherung stattfindet und außerdem wieder im Zentrum der Endteile infolge der Verschiebung (Reibung) der Enden gegen die Nachbarteile“ (ROUX).

Bei Gelenkknorpeln wird der Druck hervorgerufen „durch die Spannung der auf verschiedenen Seiten über die Gelenke hinwegziehenden Muskeln, zum geringen Teil durch ihre elastische Spannung, zum größeren Teil durch die bei der Muskeltätigkeit entstehende Zugkraft, von der regelmäßig eine Komponente als Druck in den Gelenken zum Vorschein kommt. Bei den Gelenkknorpeln der unteren Extremität (des Menschen) gesellt sich hierzu noch der Druck, den das Gewicht des über ihnen liegenden Körperabschnittes ausübt. Zug und Druck finden wir endlich vereinigt bei der Knickbeanspruchung, der wir mehrfach begegnen (Rippenknorpel, Trachealknorpel).“ (TRIEPEL.)

Als Ausdruck der besonderen mechanischen Leistungen finden wir wieder eigenartige Strukturen der Gelenkknorpel. Man kann an Durchschnitten (senkrecht zur Oberfläche) meist 3 Zonen nachweisen, eine oberste aus plattgedrückten, eine mittlere aus rundlichen und eine tiefe Zone aus senkrecht zur Oberfläche gestellten Zellen (Fig. 264). Die einzelnen Zonen unterscheiden sich voneinander außer durch die

Gestalt der Zellen auch durch die Beschaffenheit der Grundsubstanz. Doch hat man in dieser Architektonik einen Unterschied zu machen zwischen kindlichen und erwachsenen, großen und kleinen Gelenken. Bei den letzteren fehlt nach Weichselbaum (104a) die oberste platte Lage, die Zellen sind hier nur wenig abgeplattet und bilden ovale Gruppen; auch in der Tiefe ist die Längsstellung der Zellen nicht in ausgesprochenem Maße vorhanden. Es zeigen daher, wie Lubosch (43) bemerkt, kleinere (d. h. distale) und kindliche Gelenke noch indifferente Verhältnisse. „Jene stehen in phylogenetischer, diese in ontogenetischer Hinsicht noch nicht auf der vollen Höhe der Differenzierung." Solger (80, 81) hält es für wenig wahrscheinlich, daß die Abplattung der äußeren Zellagen rein mechanisch als Folge einer

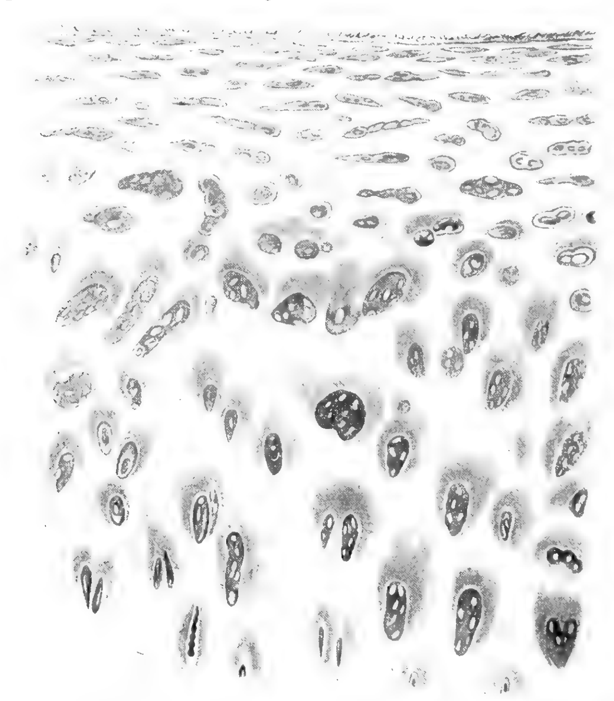


Fig. 264. Durchschnitt durch einen Gelenkknorpel eines Säugetieres (senkrecht zur Oberfläche). (Nach Hammar.)

Druckwirkung aufzufassen sei, denn man findet sie nicht nur an Gelenkknorpeln, sondern auch an anderen knorpeligen Gebilden (Rippen-Kehlkopfknorpel), die nicht entfernt so beansprucht werden, wie der Gelenkknorpel. Auf der anderen Seite ist dort, wo bei Anamniern nackte Gelenkknorpel vorkommen (Rochen- und große Amphibiengelenke) eine stärkere Abplattung keineswegs immer vorhanden und fehlt oft ganz. „Während also im Säugetierstamme eine starke Abplattung bis zu jener bekannten Schüppchenform der obersten Zellen eintritt, finden wir bei vielen Reptiliengelenken und vor allem den meisten Vogelgelenken diese Umbildung nicht vorhanden (*Melopsittacus* Schulter, *Cathartes* Schulter, Zeisig Schulter und Hüfte, Huhn Knie u. a. m.). Abplattung der obersten Zellagen ist also offenbar kein für die Gelenkbewegung notwendiges, mechanisches Erfordernis;

die Widerstandsfähigkeit kann durch Turgor der Zellen ersetzt werden.“ (LUBOSCH.) Dagegen ist GEBHARDT (21) entschieden der Ansicht, „daß der eigentümlichen, gesetzmäßigen Gestaltveränderung der Knorpelzellen und Knorpelzellhöhlen mit großer Wahrscheinlichkeit der Wechsel der mechanischen Spannungsverhältnisse von der Gelenkoberfläche nach der Tiefe zu bis zur Diaphyse hin zugrunde liegt.

Er macht für die Abplattung nahe der Oberfläche „den vorherrschenden Druck in den ununterbrochen aufeinander gestauchten Gelenkenden, für die Knorpelzellsäulen (von denen gleich die Rede sein wird) in der tiefsten Lage die periostale Querspannung, insbesondere die Querschnürung durch die RANVIERsche ‚encoche‘ verantwortlich“ und glaubt, „daß die Mittelzone mit ihren weniger scharf dimensional entwickelten Zellen und Höhlengestaltungen durch gegenseitige Spannungsaufhebung als eine Art Entlastungsgebiet unter Konkurrenz der beiden richtungsverschiedenen Spannungen zustande kommt“.

Durch einen hübschen Festigkeitsversuch an einem Celluloïd-Modell versucht er zu zeigen, daß nicht nur eine einfache mechanische Erklärung dieser Verhältnisse möglich ist, sondern daß sie sogar bisher unverständliche Differenzen zwischen den verschiedenen Wirbeltier-

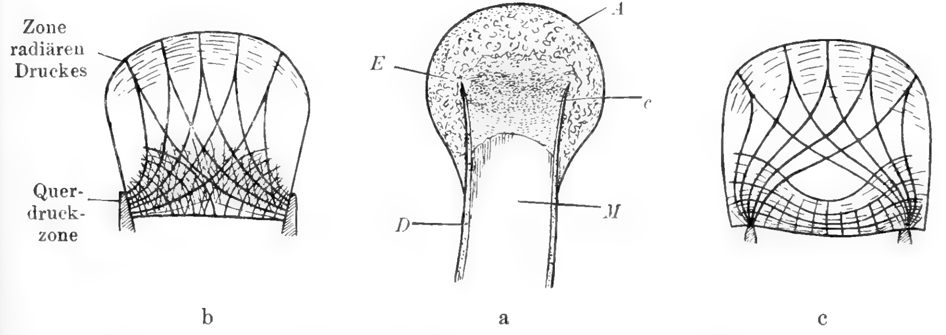


Fig. 265. Längsdurchschnitt des oberen Gelenkendes des Os femoris vom Frosch. *D* Knochenzylinder der Diaphyse, *M* Markraum, *E* Epiphyse, *A* hyalinknorpeliger Ueberzug des Gelenkendes, *c* Hyalinknorpel, das Ende des Knochenzylinders verschließend; man erkennt an dem Verlauf der punktierten Linien die Verlaufsrichtung der Knorpelzellen (vergl. Text). b und c Schemata der Spannungsverhältnisse an Celloïdin-Modellen (*b* Säugetier, *c* Frosch). (Nach GEBHARDT.)

gruppen unserem Verständnis näher zu bringen vermag. „Stellt man eine ebene Celloïdinplatte, annähernd nach den Verhältnissen eines knorpeligen Epiphysendurchschnittes zurechtgeschnitten (Fig. 265 b), mit ihren unteren entsprechend abgeschrägten Enden so zwischen zwei in unveränderlicher Entfernung voneinander gehaltene, etwas nach innen zu abgeschrägte Böschungen, daß sie von diesen freischwebend getragen wird, und übt nun entweder radiär von allen Seiten auf die dann am besten runde oder auch einfach von oben auf die gerade Oberkante mittels einer Presse einen Druck aus, so ergibt die Untersuchung im polarisierten Lichte ohne weiteres den postulierten völlig analoge Spannungsverhältnisse“ (Fig. 265 b). Zwischen gekreuzten Nicols mit Einschaltung eines Gipsplättchens Rot I. Ordnung erkennt man, daß sich quer durch den unteren Teil der Platte eine Zone intensiven Querdruckes als Ausdruck der seitlichen Klemmung an den schrägen

Böschungen sich nach oben gewölbeartig ausdehnt. Die ganze obere Zone (der Gelenkoberfläche entsprechend) steht „unter dem Einfluß der Belastung von außen im Zeichen der zunächst radiär nach innen gerichteten Druckspannungen, die aber dem Verlauf der von jedem einzelnen Punkte ausgehenden errechenbaren Spannungstrajektorien gemäß nach jedem der beiden Stützpunkte hinführen“, also vollkommene Uebereinstimmung der Verteilung der Druckspannungen mit der Lagerung der Knorpelzellen in einer Säugetierepiphyse.

Nun gibt es Epiphysen, deren Knorpelhöhlen sich anders als bei Säugern verhalten. An der beistehenden Fig. 265a, welche einen Längsdurchschnitt des oberen Gelenkendes des Os femoris vom Frosch darstellt, sieht man, daß das zugeschärfte knöcherne Diaphysenende „stockgriffartig“ von der Knorpelepiphyse umfaßt wird. Schon dieses Uebergreifen auch von außen her über das Diaphysenende wirkt einem Eingetriebenwerden der Epiphyse in die hohle Diaphyse entgegen, während sich die Epiphyse bei den Säugetieren eben gerade noch von innen her auf die trichterförmig erweiterten Enden des knöchernen Diaphysenringes aufstützt, „ähnlich wie sich ein Faßspund ins Spundloch keilt“. Dieser Verschiedenheit entsprechend verhalten sich nun auch die Knorpelzellen ganz anders, „indem sie innerhalb der Zone, in welcher bei den höheren Wirbeltieren die Zellsäulen liegen, in quer verlaufenden Zügen oder eigentlich Flächen geordnet erscheinen, die allmählich in gewölbeartig ausbiegende Anordnungen nach unten, in geringerer Ausdehnung auch nach oben übergehen (Fig. 265a). Gerade die Verbindungslinie der beiden Seiten des vom Schnitt diametral getroffenen Diaphysenrandes entspricht auch der ziemlich genau queren Anordnung der Zellenzüge. Diese Zellen erscheinen in der Längsrichtung des Knochens stark zusammengedrückt. Auch hier konnte GEBHARDT durch einen dem früheren entsprechenden künstlichen Festigkeitsversuch die vollkommene Uebereinstimmung der Zellformen und Anordnungen mit einfachen mechanischen Verhältnissen nachweisen: Setzt man nämlich eine entsprechend der vorigen gestaltete Celloïdinplatte mit ihrer ebenen Seite auf einen zylindrischen Ring (Fig. 265c) und läßt auf die konvexe Seite wieder einen Druck einwirken, so ergibt sich ein Spannungsverlauf im Sinne einer Dehnung der ganzen Unterkante, was durchaus begreiflich erscheint, da sich diese zur oberen Kante wie Zug- und Druckseite eines gebogenen Balkens verhalten, dem in diesem Falle die Celloïdinplatte entspricht. „Damit ist das hier so auffällige Abweichen der Zellgestalt und Anordnung von den entsprechenden der Säugetiere also ohne weiteres durch einfache mechanische Beanspruchungsunterschiede erklärbar geworden.“

„Die Zellen im Gelenkknorpel bieten in ihrer Lagerung, auch abgesehen von den erwähnten drei Zonen, noch manches Bemerkenswerte, was für eine besondere charakteristische Leistung des Gewebes an dieser Stelle spricht. Während z. B. in den übrigen Knorpeln des Körpers nur die peripherische Zone reihenweise gelagerte Zellen zeigt, finden sich oft in Gelenkknorpeln durch ihre ganze Dicke hindurch Reihen von Knorpelzellen. Besonders wichtig ist vor allem die eigentümliche Gruppierung der Zellen am Ansatze des Perichondriums des Femurkopfes des Frosches, wie sie DEKHUYZEN (15a) beschrieben hat. Dort liegen die Zellen in gebogenen Flächen

angeordnet, deren Krümmung größer ist, je stärker die Zellen angeschwollen sind. Auch OGSTON (54a, b) berichtet von einer Kurvenstellung der Knorpelzellreihen an den Gelenkrändern. Derartige Lagerungen der Zellen in Reihen weisen stets hin entweder auf regelmäßige Apposition oder regelmäßige Abnutzung oder endlich regelmäßige, einseitige mechanische Beeinflussung (Pressung, Zug)." (LUBOSCH.)

In der Richtungszone knorpeliger Epiphysen gewisser embryonaler Röhrenknochen von Säugetieren und vom Menschen stehen die erwähnten Zellkolonnen nicht parallel, sondern sie divergieren etwas gegen die Peripherie der Diaphyse (Fig. 266 A, B). Diese Divergenz der Knorpelzellsäulen wurde zuerst von O. ROSENTHAL (63a) beschrieben und zwar von der Tibia von Kaninchenembryonen. Auf Längsschnitten, lautet seine Beschreibung, sind die seitlichen Knorpelsäulen im leichten Bogen gegen den Epiphysenkern hin geneigt, in der Mitte verlaufen sie geradlinig. Um den Epiphysenkern herum findet er die Knorpelzellen in konzentrischen Kurven geordnet, deren nähere Kreise, deren weiter abliegende Ellipsen darstellen; an der Gelenkfläche sind sie parallel derselben gestellt. Er stellt für die Richtung, welche eine Knorpelzelle einschlagen wird, eine mathematische Formel auf und erklärt die Anordnung der Zellen durch die Annahme anziehender Kräfte, welche in den Konvergenzpunkten der Knorpelstrahlen, den Verknöcherungspunkten, gelegen seien (? B.). Möglicherweise seien diese architektonischen Kurven, welche auf die eben genannten Anziehungszentren zu beziehen seien, ebenso typisch für den Knorpel wie die Spongiosa in den Knochen. Mit Recht bemerkt hierzu SOLGER (80), dem ich das Vorstehende entnehme, „daß hier die architektonischen Kurven im Knorpel von einem mystischen Attraktionszentrum abhängig gemacht werden", während die Architektur der Knochenspongiosa von einer mechanischen Beanspruchung gewisser Knochenbälkchen bedingt wird. Er möchte die Divergenz der Zellsäulen „statt von einem Attraktionszentrum lieber von einem, im Inneren der Epiphyse liegenden Keimzentrum oder einer Keimzone abhängig machen, welche mit der Wucherungszone zusammenfällt". Anscheinend ohne Kenntnis dieser Arbeiten hat neuerdings ROMEIS (63) die Entwicklung der Knorpelarchitektur einer eingehenden Untersuchung (am Kaninchen) unterzogen und gelangte zu dem wohl zweifellos richtigen Ergebnis, „daß im embryonalen Knorpel immer wiederkehrende Strukturen vorhanden sind, die wahrscheinlich zum großen Teil durch mechanische Beanspruchung hervorgerufen werden". Er fand, daß in der jungen Knorpelanlage der Tibia des Kaninchens „die in der Diaphyse gelegenen Knorpelzellen sich allmählich abplatten und zwar so, daß ihre Zellängsachse die Längsachse des Knorpelmodells kreuzt. Hierauf bildet sich in der Diaphyse ein ovoïder Kern aus, dessen Zellen sich immer mehr dem Aussehen des großblasigen Knorpels nähern. Hand in Hand damit entstehen in den dem Ovoïd aufgelagerten Knorpelabschnitten Querlamellen, welche einen zur Diaphyse hin konkaven Bogen bilden. Um diese Zeit wird das Mittelstück des Knorpelmodells von einer periostalen Knochenhülse eingeschlossen, auf die sich die jetzt immer steiler werdenden Querlamellen stützen. Schließlich verlaufen sie so steil, daß sie als Längslamellen bezeichnet werden müssen" (Fig. 266 B). Entsprechende Strukturverhältnisse ließen sich bei der Entwicklung des Calcaneus nachweisen.

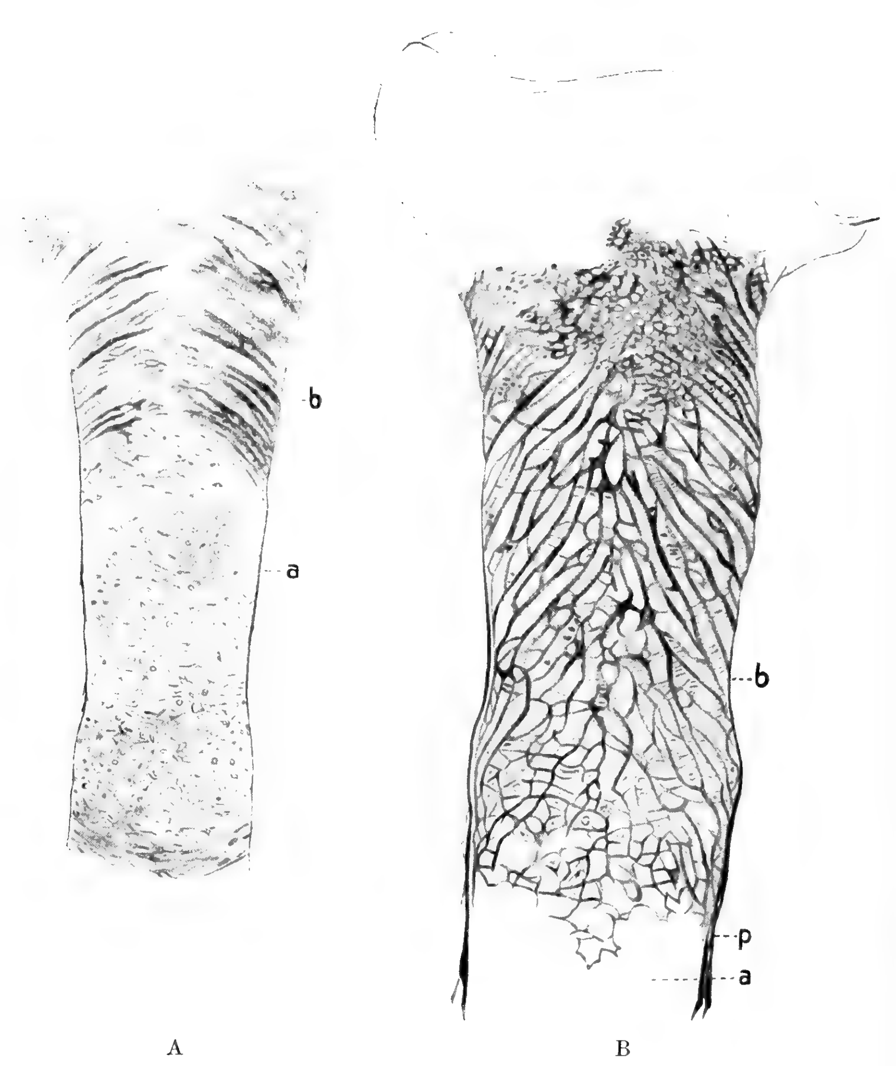


Fig. 266. A Längsschnitt durch die Tibia eines 18-tägigen Kaninchenembryo. Die distale Epiphyse ist nur in ihrem Anfangsstück noch abgebildet. *a* großblasiger Knorpel der Diaphyse; *b* Querzüge nach der Diaphyse hin konkav gekrümmt. B Frontaler Medianschnitt durch die distale Tibiahälfte eines 21-tägigen Kaninchenembryo. *a* Markhöhle; *b* Zellketten, die, in parabolischen Linien verlaufend, gegen die Markhöhle divergieren; *p* periostaler Knochenmantel. (Nach Romeis.)

„Ueberdenkt man die Entwicklungsweise eines knöchernen Skelettstückes zunächst als bindegewebige, dann als knorpelige und endlich als knöcherne Anlage, so ist im Wechsel des Materiales und der Form nur die Funktion eine stetige, ununterbrochene; wir werden uns deshalb denken dürfen, daß auch das für die jeweilige Funktion nötige technische Gefüge eine solche Stetigkeit trotz des Materialwechsels besitzen wird, und daß das sich ablösende Material dem gleichen technischen Problem zunächst in fast übereinstimmender Weise sich fügen wird. . . . Unbeantwortet bleibt die Frage, ob das Entstehen

der geschilderten Strukturen auf Vererbung oder mechanische Einflüsse oder auf beide zugleich zurückzuführen ist, denn an den Versuch einer Lösung dieser Frage wird man erst nach ausgedehnten Experimenten herantreten können." (ROMEIS.) TRIEPEL (100a) verhält sich allerdings der Deutung der besprochenen Strukturen als funktioneller bzw. trajektorieller gegenüber ziemlich skeptisch. „Wenn auch", meint er, „die aus weichen Zellen zusammengesetzten Säulen kaum in Frage kommen können, so wäre doch denkbar, daß die zwischen den Zellsäulen liegenden Wände von Knorpelgrundsubstanz mechanisch bedeutungsvoll sind. Indessen ist das deswegen wenig wahrscheinlich, weil die Zellsäulen nahe der Diaphysengrenze liegen, d. h. möglichst weit entfernt von derjenigen Seite der Epiphyse, auf die der vorauszusetzende Druck (bzw. die Reibung) unmittelbar einwirkt, während gerade die Gelelenkflächenseite frei von Zellsäulen ist. Auch die Divergenz der Zellsäulen und der dazwischen liegenden Grundsubstanzstreifen vom Mittelpunkt der Epiphysen nach der Peripherie, eine Anordnung, die man besonders an den kleinen Röhrenknochen findet, will nicht recht in eine trajektorielle Zeichnung passen." Man wird über diese Fragen wohl kaum eher ein bestimmtes Urteil fällen können, bevor nicht d a u e r n d e knorpelige Skeletteile, welche wirklich während des Lebens mechanisch beansprucht werden, auf ihre Architektur hin genauer untersucht sind (Knorpelskelett der S e l a c h i e r).

Es war bisher nur von den Knorpelzellen und ihrer Anordnung die Rede; nun finden sich aber, wie später noch näher zu zeigen sein wird, in der scheinbar homogenen Grundsubstanz des hyalinen Knorpels auch F a s e r n (Fibrillen), deren Anordnung möglicherweise eine trajektorielle sein könnte. Ihre Lage und Verlauf an der Oberfläche des Knorpels läßt sich mittels eines Verfahrens leicht nachweisen, welches, wie schon früher erwähnt wurde, zuerst LANGER für die Haut (Cutis) anwendete. „Sticht man nämlich mit einer Schusterahle oder einem ähnlichen Instrument in den Knorpel (speziell Gelenkknorpel) ein, so bleibt nach dem Zurückziehen nicht eine runde, sondern eine spaltförmige Oeffnung zurück, offenbar deswegen, weil die Spitze zwischen benachbarte Fibrillen eingedrungen ist und diese an der Einstichstelle und ein wenig darüber hinaus auseinandergedrängt hat. Man kann die Oberfläche eines Knorpels mit einer größeren Zahl solcher Spalten bedecken und diese durch Einreiben mit Farbe deutlicher machen. D i e F i b r i l l e n b e s i t z e n z u n ä c h s t d i e R i c h t u n g d e r S p a l t e n, b i e g e n a b e r b a l d b o g e n f ö r m i g i n d i e T i e f e (TRIEPEL). Untersucht man in der angegebenen Weise den Knorpel des H u m e r u s k o p f e s (Mensch), so findet man, daß hier fast alle Fibrillen in parallelen Ebenen liegen, die bei herabhängendem Arm horizontal sind, an der Oberfläche ziehen sie hiernach in horizontalen Kreisen um den Kopf herum (Fig. 257a).

Es ist sehr bemerkenswert, daß sich an a l l e n Gelenkknorpeln immer nur e i n e Schar gleichgerichteter Fibrillen findet, welche nicht von anderen gekreuzt wird. „Sollten also die Fibrillen dem Laufe von solchen Zugtrajektorien folgen, die bei der Druckbeanspruchung des Knorpels entstehen, so könnte es sich nur um die Insubstanziierung des einen Systemes handeln, obgleich an der Oberfläche des Knorpels beide Scharen von Zugtrajektorien, wenigstens deren Anfangsstücke, sich finden." (TRIEPEL.) HULTKRANTZ (36) hat nach der angegebenen

Methode eine große Zahl von Gelenkknorpeln untersucht, doch kann man bis jetzt nicht sagen, daß sich aus den Ergebnissen völlig befriedigende Schlüsse über den Verlauf der von der Kompression des Knorpels abhängigen Trajektorien hätten ziehen lassen. Doch konnte Triepel unter gewissen Voraussetzungen fast überall wahrscheinlich machen, daß die Knorpelfibrillen in bezug auf den Kompressionsdruck trajektoriell angeordnet sind. Anders liegen die Verhältnisse hinsichtlich der Reibungsbeanspruchung. Die von ihr abhängigen Zuglinien können wir mit ziemlich großer Sicherheit bestimmen, dagegen gibt es nur wenige Knorpel, an denen die Fibrillen dem Laufe dieser Linien folgen. Als Beispiel sei noch das

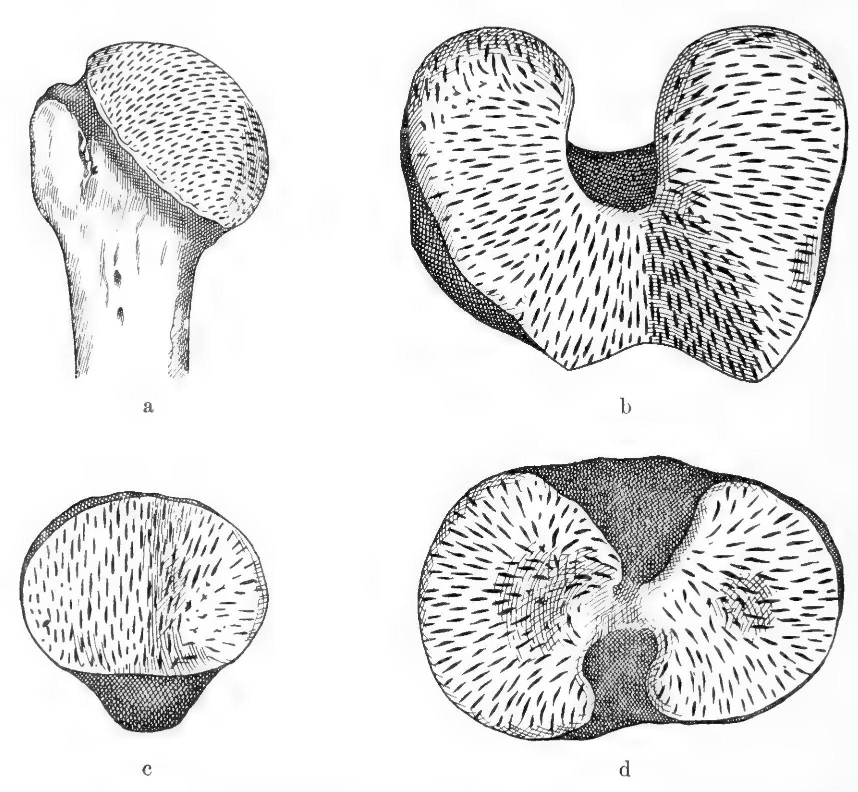


Fig. 267. Spaltungsrichtungen in verschiedenen Gelenkknorpeln des Menschen. (a Humeruskopf, b distale Gelenkfläche des Femur, c Patella, d Tibiacondylen). (Nach Hultkrantz.)

Kniegelenk angeführt. Wie Fig. 267 b zeigt, verlaufen im oberen Abschnitt der distalen Gelenkfläche des Femur ebenso wie am Knorpel der Patella (Fig. 267c) die Fibrillen in der Längsrichtung, d. h. parallel der Achse des Knochens. Hier erkennt man sofort die Beziehungen zur Reibung. Die Kniescheibe verschiebt sich bei den Beuge- und Streckbewegungen im Kniegelenk nach unten und oben, also in derselben Richtung, in der die Fibrillen verlaufen. Diese sind also deutlich trajektoriell hinsichtlich des Reibungszuges gelagert. An den Condylen des Femur sind die Spalten, die man durch Ein-

stich erhält, quergerichtet (Fig. 267 b). „Der Druck, dem die Knorpel ausgesetzt sind, kann in Form zweier Resultierenden dargestellt werden, von denen jede einen Condylus etwa in der Mitte seiner Breite trifft und die Oberfläche senkrecht schneidet. Zu dem Muskelzug gesellt sich bei aufrechter Stellung noch die in derselben Richtung wirkende Körperlast hinzu. Unter diesen Umständen kann man die Textur des die Condylen bedeckenden Knorpels als trajektoriell in bezug auf den Druck bezeichnen. In den Knorpeln der Tibiacondylen strahlen die oberflächlichen Fibrillen von der am höchsten gelegenen Stelle an der Eminentia mesocondylica radiär nach der Peripherie der Gelenkflächen aus (Fig. 267 d). Schon die angeführten Beispiele zeigen, daß jeder Gelenkknorpel durch seine Faserzüge gewissermaßen individualisiert erscheint, denn bei verschiedenen Gelenken sind sie verschieden, bei einem und demselben Gelenke aber stets konstant gerichtet, bei verschiedenen Individuen und verschiedenen Altern. Ja sogar bei halbreifen Früchten ist die Anordnung der Hultkrantzschen Fasersysteme schon im Sinne der später dem jeweiligen Gelenk typischen Anordnung vorhanden (Lubosch).

C. Chemische und physikalische Eigenschaften des Knorpelgewebes.

Unter allen Stützsubstanzen bietet wohl der Knorpel in chemischer Hinsicht die interessantesten Verhältnisse, denn nirgends so wie hier läßt sich die Lokalisation der einzelnen Stoffe innerhalb der Grundsubstanz, sowie deren mannigfache Wandlungen und Schicksale mikrochemisch so deutlich verfolgen. Es dürfte wohl auch kaum ein anderes Objekt geben, an dem sich so klar und unzweideutig die Tatsache feststellen ließe, daß das als Grundsubstanz bezeichnete Zellprodukt, welches morphologisch ja durchaus einer Membran entspricht, eine in gewissem Sinne lebendige Substanz darstellt, welche wachstumsfähig ist und innerhalb deren sich mannigfache Stoffwechselprozesse abspielen können. Auch wenn, wie es wohl wahrscheinlich ist, diese Erscheinungen nur in beständiger Wechselwirkung mit den Zellkörpern möglich sind, tut dies der Bedeutung jener Tatsachen keinen Eintrag. Finden wir doch auch in zahlreichen anderen Fällen, daß „Zellmembranen“ wenigstens in jugendlichem Zustand wachstumsfähig und chemischen Umwandlungen zugängig sind, solange eine lebendige Wechselbeziehung mit dem zugehörigen Plasmakörper besteht (Pflanzenzellen, Radiolarienskelette u. a.). Nur ist hier diese „Periode des Lebendigseins“ auf eine kurze Zeit beschränkt und äußert sich mehr in gestaltlichen als in stofflichen Umbildungen, soweit es wenigstens die unmittelbare Beobachtung festzustellen verstattet. Beim Knorpel aber sehen wir solche Umbildungen fast während der ganzen Dauer seines Lebens sich fortwährend vollziehen und können sie, was dort kaum oder doch nur in unvollkommener Weise möglich ist, **chemisch** Schritt für Schritt verfolgen. Dieser Umstand verleiht, wie mir scheint, dem Knorpelgewebe vom zellphysiologischen Standpunkte aus eine außerordentliche Bedeutung, auf die bisher nicht in gebührender Weise aufmerksam gemacht wurde. Es mag das zum großen Teil daran liegen, daß die betreffenden Tatsachen von Histologen beigebracht wurden, denen die morphologische „Deutung“

der Grundsubstanz mehr am Herzen lag als ihre physiologische „Bedeutung“.

Bekanntlich war es Johannes Müller (49), welcher zuerst zeigte, daß man durch anhaltendes Kochen aus echten Knorpeln eine leimähnliche gelatinierende Lösung gewinnen kann (Knorpelleim, Chondrin), die sich äußerlich einer Glutinlösung sehr ähnlich verhält, sich aber doch von einer solchen durch gewisse Reaktionen unterscheidet. Das Chondrin wird im Gegensatze zum Glutin gefällt durch Essigsäure und verdünnte Mineralsäuren (ohne Ueberschuß), durch wenig Alaun, Blei-, Eisen-, Silber- und Kupfersalze. Durch Gerbsäure entsteht in Lösungen von Knorpelleim nur allmählich ein Niederschlag. Nachdem schon Max Schultze beobachtet hatte, daß Knorpel nach Behandlung mit verdünnter Kalilauge beim Kochen mit Wasser echten Leim (Glutin) gibt, gelang es Morochowetz (48a) der hyalinen Grundsubstanz durch verdünnte Laugen bei gewöhnlicher Temperatur einen Stoff zu entziehen, den er als Mucin bezeichnete; der übrigbleibende Teil bestand lediglich aus Kollagen, welches beim Kochen echten Leim lieferte. Hiernach mußte man annehmen, daß das „Chondrin“, eine Mischung von Kollagen und einer mucinähnlichen Substanz besteht. Hierdurch wurden die früheren verschiedenartigen Befunde erklärt und es war eine wichtige Analogie der Knorpelgrundsubstanz mit den übrigen Gruppen der Bindegewebsgruppe gewonnen. Auf jene „mucoïde“ Substanz ist nun auch die zuerst von Boedecker 1854 entdeckte Tatsache zu beziehen, daß der Knorpelleim beim Sieden mit verdünnten Mineralsäuren eine alkalische Kupferlösung reduzierende Substanz liefert, über deren wahre Natur erst später Licht verbreitet wurde.

Der erste, welcher jene mucinähnliche Substanz (das Chondromucoïd) aus der Grundsubstanz der Tracheal- und Kehlkopfknorpel des Rindes isolierte, war Mörner (47). Feine, durch Schaben mit dem Messer erhaltene Knorpelspähne wurden nach vorläufiger kurzer Extraktion mit destilliertem Wasser, bei 40° C mit 0,1--0,2-proz. HCl digeriert, wodurch das Kollagen in Glutin übergeht; nach dem Waschen mit Wasser bei derselben Temperatur werden die Knorpelspähne in sehr verdünnte Kalilauge (0,05—0,1-proz.) eingetragen, wobei das Chondromucoïd herausgelöst wird. Aus der filtrierten Lösung wird es dann mit Essig- oder Salzsäure gefällt. Es stellt so ein weißes amorphes, sauer reagierendes Pulver dar, welches in Wasser unlöslich ist, sich aber leicht bei Zusatz von etwas Alkali löst. Die Lösung wird von Essigsäure in großem Ueberschuß und schon von kleinen Mengen Mineralsäuren gefällt. Die NaCl-haltige, mit HCl angesäuerte Lösung wird von Ferrocyankalium nicht gefällt, ebensowenig durch Gerbsäure, wohl abor durch Eisenchlorid, Bleizucker oder Bleiessig. Das Chondromucoïd gibt die gewöhnlichen Eiweißreaktionen (Xanthoproteïn-, Millon-, Biuret- und Adamkiewiczsche Reaktion). Die elementare Zusammensetzung ist nach Mörner:

C	47,30
H	6,42
N	12,58
O	31,28
S	2,42

An Schwefel ist die Substanz auffallend reich und zwar findet er sich in der Hauptsache (1,72-proz.) als Schwefelsäure in organischer Bindung und läßt sich beim Kochen mit HCl oder Alkalien als freie H_2SO_4 (resp. Alkalisulfat) abspalten. Da beim Kochen des Chondromucoïds mit alkalischer Bleilösung starke Schwärzung von gebildetem Schwefelblei eintritt, müssen die übrigen 0,70 Proz. S aus sogenanntem „locker gebundenen“ (bleischwärzenden) S bestehen.

Ein zweiter Bestandteil der Grundsubstanz des Hyalinknorpels, welcher in dieser, teils im Chondromucoïd, teils an Ca und Na gebunden vorkommt, ist die Chondroïtinschwefelsäure (Chondroïtsäure Mörner). Man erhält sie durch Auslaugen des Knorpels mit Kalilauge von 5 Proz. Aus der Lösung entfernt man das durch Zersetzung des Chondromucoïds entstandene Alkalialbuminat durch Neutralisieren, fällt dann das Pepton mit Gerbsäure, entfernt den Ueberschuß der letzteren durch Bleizucker und entbleit das Filtrat mit H_2S. Dann wird die Säure mit Alkohol gefällt und durch wiederholtes Lösen in Wasser und Fällung mit Alkohl weiter gereinigt. Sie bildet ein weißes amorphes Pulver, welches sich sehr leicht in Wasser zu einer sauren, bei genügender Konzentration, klebrigen Flüssigkeit löst. Die Salze der Chondroïtinschwefelsäure sind fast sämtlich in Wasser löslich. Hinsichtlich ihres physikalischen Verhaltens zeigen solche Lösungen die größte Aehnlichkeit mit Gummi arabicum. Bei Vorhandensein von wenig Neutralsalz wird die Säure von Alkohol gefällt. Nur eine einzige Säure (das mehrfache Volum von Eisessig) fällt die Chondroïtinschwefelsäure in Flöckchen, die sich nach Wasserzusatz sofort lösen. Nach Kochen mit 5-proz. HCl gibt die Lösung bei der Trommerschen Probe reichliche Ausscheidung von Kupferoxydul. Die Xanthoproteïn-, Millonsche und Adamkiewiczsche Reaktion erzeugen keine Färbung. Beim Erhitzen bis zum Verkohlen entweichen schwefelsäurehaltige Dämpfe. Die elementare Zusammensetzung der Chondroïtinschwefelsäure ist folgende:

C . . . . . 38,48 Proz.
H . . . . . 4,84 „
N . . . . . 2,49 „
O . . . . . 48,46 „
S . . . . . 5,71 „

Die atomistische Formel soll nach neueren Angaben ($C_{15}H_{27}O_{16}NS$) sein. Die gesamte S-Menge findet sich in ätherschwefelsäureartiger Bindung. „Versetzt man eine Lösung von gewöhnlichem Leim (Gelatine) mit einer durch HCl oder Essigsäure ziemlich stark angesäuerten Lösung von chondroïtinschwefelsaurem Kalium, so bildet sich ein teigartiger Niederschlag, der nach Schmiedeberg (74) aus demselben „Glutinchondrin“, welches einen Bestandteil des „Chondrins“ der Autoren bildet. Vom Leim unterscheidet sich diese Verbindung durch ihre Unlöslichkeit in warmem Wasser. Sie gibt daher auch keine Gallerte. Eine gelatinierende Lösung von Knorpelleim besteht aus einem Gemenge von gewöhnlichem Leim und chondroïtinschwefelsauren Salzen der Alkalien. Auch eine solche läßt sich nach Schmiedeberg künstlich herstellen, wenn man Lösungen von Leim und chondroïtinschwefelsaurem Kalium oder Natrium einfach miteinander vermischt. Eine Fällung entsteht dabei nicht und die Flüssigkeit verhält sich in jeder

Beziehung wie eine Chondrinlösung. Sie gelatiniert beim Erkalten und gibt auf Zusatz von Essigsäure oder verdünnten Mineralsäuren einen Niederschlag von Glutochondrin. Auch die eigentlichen Eiweißstoffe (Eiereiweiß, Serumalbumin) werden wenigstens zum Teil aus ihren angesäuerten Lösungen durch das chondroïtinschwefelsaure Kalium gefällt. In Form solcher löslichen und unlöslichen Verbindungen mit Leim- und Eiweißstoffen ist die Chondroïtinschwefelsäure im Knorpel enthalten, welcher, wenigstens unmittelbar nach dem Tode des Tieres, ziemlich stark sauer reagiert. Durch Alkalien werden diese Verbindungen zerlegt und der Knorpel kann von denselben völlig befreit werden. Wenn man Platten des Nasenknorpels vom Schwein wochenlang in sehr verdünnter Kalilauge mazeriert, so wird die Chondroïtinschwefelsäure allmählich vollständig ausgezogen, ohne daß die Knorpelstücke ihr Aussehen verändern. Sie bestehen aber jetzt nur aus einer rein kollagenen Grundsubstanz, aus der durch Kochen mit Wasser gelatinierender Leim entsteht (SCHMIEDEBERG). Nach MÖRNER (l. c.) enthält derselbe nur 16,4 Proz. N und dürfte daher mit gewöhnlichem Leim wohl nicht völlig identisch sein.

Bei mäßigem Erwärmen mit verdünnten Mineralsäuren auf 40—50° (aber auch schon in der Kälte) spaltet sich die Chondroïtinschwefelsäure in H_2SO_4 und in eine amorphe, nicht reduzierende Säure, das Chondroïtin ($C_{18}H_{27}O_{14}N$), eine gummiartige Substanz, welche sich bei Hydrolyse mit Säuren weiter in 3 Moleküle Essigsäure und Chondrosin spaltet. Dieses letztere ($C_{12}H_{21}O_{11}N$) besitzt Aminosäurecharakter und verbindet sich mit Säuren und Basen; es reduziert FEHLINGsche Lösung und ist optisch aktiv. Aus dem Chondrosin sollten nach SCHMIEDEBERG durch Spaltung mit $Ba(OH)_2$ bei 40—50° C Glukuronsäure und Glukosamin entstehen. Es scheint, daß dem Chondrosin eine Aminoglukuronsäure ($C_6H_{11}NO_6$) und ein Komplex ($C_6H_{12}O_6$) zugrunde liegt (vgl. Bioch. Handlexikon, Bd. 4, p. 960). Nach HALLIBURTON (26) soll im Kopfknorpel von *Sepia* eine Substanz vorkommen, die sich nach ihrem ganzen Verhalten als Chitin erweist.

Als „Albumoïd" hat MÖRNER eine Substanz bezeichnet, welche nach Entfernung des Chondromucoïds, der Chondroïtinschwefelsäure und des Kollagens übrig bleibt. Zu seiner Darstellung wird Knorpel mit täglich gewechselter 0,2—0,5-proz. Kalilösung digeriert, und dann nach wochenlangem Auswaschen mit Wasser im PAPINschen Topf bei 110° gekocht; hierbei löst sich das Kollagen und das Albumoïd bleibt als eine schwammige Masse zurück, die gegen Säuren und Alkalien bei gewöhnlicher Temperatur ziemlich resistent ist. Es enthält 15—16 Proz. N und bleischwärzenden Schwefel, gibt beim Kochen mit HCl keine reduzierende Substanz, und alle Farbenreaktionen der Eiweißstoffe. Vom Elastin unterscheidet es sich durch seinen S-Gehalt, vom Keratin durch seine Verdaulichkeit in Pepsin-HCl.

Bezüglich der chemischen Zusammensetzung des Knorpels muß noch des auffallend hohen NaCl-Gehaltes der Haifischknorpel gedacht werden, auf den schon 1873 P. PETERSEN und F. SOXHLET aufmerksam gemacht habdn. Ihre Behauptung, der zufolge der Knorpel des im nördlichen Eismeer lebenden Haifisches *Scymnus borealis* zu 16,69 Proz. des frischen und zu 64,96 Proz. des trockenen Gewebes aus Kochsalz besteht, hat sich allerdings als nicht zutreffend erwiesen,

gleichwohl fand auch BUNGE (9, 10) den NaCl-Reichtum (vgl. BUNGE, l. c. p. 455 f., Tabellen) größer als bei irgendeinem anderen bisher analysierten Gewebe. „Daß in dem Organismus von Meeresbewohnern so kochsalzreiche Gewebe sich entwickelt haben, kann“, wie BUNGE bemerkt, „nicht auffallen; beachtenswert ist es dagegen, daß auch im Organismus der landbewohnenden Wirbeltiere der Knorpel das Na-reichste Gewebe ist.“ BUNGE knüpft hieran deszendenztheoretische Betrachtungen, indem er darauf hinweist, daß der auffallend hohe Kochsalzgehalt der landbewohnenden Wirbeltiere eine Erklärung in ihrer Abstammung von Meeresbewohnern finden könnte. Läßt man das biogenetische Grundgesetz gelten, so müßte man dann auch erwarten, daß die landbewohnenden Wirbeltiere um so NaCl-reicher sind, je jünger sie sind, und daß auch die Zusammensetzung des Knorpels von Tieren verschiedenen Alters diesem Gesetze folgt. In der Tat trat bei Bestimmung des Cl- und Na-Gehaltes getrockneter Knorpel die erwartete Beziehung sehr deutlich hervor. Auf 100 Teile getrockneten Knorpels kommen:

	Cl	Na
Selachier	6,692 Cl	9,126 Na
Rinderembryo (1,5 Kilo)	1,457 „	—
„ (5,5 „)	1,415 „	—
„ (30,5 „)	1,151 „	3,398 „
Kalbembryo (14 Tage)	0,757 „	3,245 „
„ (10 Wochen)	0,686 „	2,604 „

BUNGE hat auch eine vollständige Aschenanalyse vom Knorpel der Nasenscheidewand des Schweines durchgeführt, und es zeigt sich aus deren Vergleichung mit den entsprechenden Werten für den Selachier-Knorpel, wie groß der Unterschied in der chemischen Zusammensetzung des Knorpels verschiedener Wirbeltiere werden kann, trotz der weitgehenden Uebereinstimmung im histologischen Aufbau.

Mikrochemie der Knorpelgrundsubstanz (Knorpelfibrillen).

Man kann wohl sagen, daß durch die Untersuchungen von MÖRNER und SCHMIEDEBERG die chemische Zusammensetzung der Grundsubstanz des Hyalinknorpels, als Ganzes betrachtet, in völlig befriedigender Weise aufgeklärt erscheint. Für die physiologische Bewertung derselben aber, für ihre Entstehung und die mannigfachen Veränderungen, welche sie beim Wachstum und Altern erleidet, ist die sich anschließende Frage nach der Lokalisation und Verteilung der erwähnten Einzelbestandteile, also kurz die Mikrochemie des Knorpelgewebes von ungleich größerer Bedeutung. Auch auf diesem Gebiete verdanken wir MÖRNER die ersten Erfolge. In einer Abhandlung aus dem Jahre 1888 (46) teilte er Beobachtungen über das Verhalten mikroskopischer Schnitte vom Trachealknorpel des Rindes gegen verschiedene Farbstoffe mit (Indigoblau, Tropäolin, Methylviolett und Anilinrot). Es stellte sich heraus, daß gewisse Farbstoffe [Methylviolett und Anilinrot (Fuchsin)] nur die den Zellen und Zellgruppen zunächst liegenden Teile der Grundsubstanz, die er „Chondrinballen“ nennt, färbten, während die übrige Grundsubstanz in der Form eines „Balkennetzes“ ungefärbt verblieben. Gerade das umgekehrte Resultat wurde mit den anderen Pigmenten erzielt. Durch Kombination beider Färbungen erhielt man so z. B. blaue Chondrinballen innerhalb eines gelben Balkennetzes. Die

Ballen entsprechen nach Mörner im wesentlichen den Knorpelkapseln, erstrecken sich aber etwas weiter peripher und zentral als die sichtbaren Grenzen derselben. Das Balkennetz deutete er zuerst als Kollagen, später aber als „Albumoïd“, die Ballen, die sich nach längerer Mazeration der Schnitte in 0,1—0,2-proz. HCl bei 40° mit dünner Kalilösung (0,1 Proz.) schnell und vollständig herauslösen lassen, würden demnach „der anderen Substanz“ des Knorpels (Chondromucoïd) entsprechen. Das beschriebene Verhalten der Trachealknorpel wurde nur bei erwachsenen Tieren gefunden, fehlte aber gänzlich bei jungen. Der Knorpel einwöchiger Kälber zeigte bei Doppelfärbung mit Tropäolin - Methylviolett die Grundsubstanz gleichmäßig blau.

Außer dem Tracheal- und Kehlkopfknorpel hat Mörner nur wenige andere Knorpelarten auf ihr Verhalten gegen die genannten Tinktionsmittel geprüft: so stellte er fest, daß die Nasenflügelknorpel des Rindes und Gelenkknorpel vom Frosch von einer Differenzierung nichts erkennen lassen. Später hat dann Wolters (107) ein größeres Material untersucht. Er fand, daß Gelenkknorpel erwachsener Rinder nichts von einer Chondrinballenbildung zeigen, ebensowenig die Knorpel eines Rinderembryo und eines 6-jährigen Kindes, während beim Kalbe nur der Aryknorpel eine deutliche Differenzierung ergab. Die Knorpel erwachsener Menschen verhielten sich genau so, wie die des Rindes.

Auf breitester Basis und mit sorgfältiger Kritik hat neuerdings (1905) Hansen in einer grundlegenden Arbeit (29) alle einschlägigen Fragen wieder bearbeitet und zu einem gewissen Abschluß gebracht. Da seine Untersuchungen auch in methodischer Hinsicht von größter Wichtigkeit sind, so muß ich auf dieselben näher eingehen. Es erscheint aber unerläßlich, zuvor gewisse Strukturverhältnisse der Knorpelgrundsubstanz zu besprechen, welche schon früher durch Anwendung mikrochemischer Methoden erkannt wurden, aber bisher noch nicht zur Sprache gekommen sind. Es handelt sich dabei in erster Linie um den Nachweis von Fibrillen innerhalb der anscheinend homogenen Intercellularsubstanz, deren Vorhandensein zwar oft vermutet wurde, die aber erst Tillmans (98—100) durch Mazeration von Knorpelstücken mit Lösungen von Kali hypermanganicum oder in 10-proz. NaCl-Lösung, sowie durch künstliche Verdauung wirklich feststellte; er betonte auch schon sehr scharf die Aehnlichkeit derselben mit echten kollagenen Bindegewebsfasern. Des gleichen Verfahrens bediente sich neuerdings auch Ruppricht (65). Wurden dünne Knorpelschnitte nach 24-stündiger Verdauung mit Trypsin (Methode von Höhl) mittels der von Mallory angegebenen Tinktionsmethode gefärbt, so traten die kollagenen Fibrillen der Grundsubstanz auf das deutlichste hervor, und zwar sowohl in den Zellhöfen, wie in der interterritorialen Substanz (Fig. 268). Im frischen, normalen Hyalinknorpel sind diese Fibrillen weder als solche direkt sichtbar noch auch durch Methoden, welche erfahrungsgemäß kollagene Fasern intensiv färben, sichtbar zu machen; sie sind offenbar durch eine sie verkittende und umhüllende andersartige Substanz optisch und auch chemisch „maskiert.“ Hansen kommt auf Grund seiner Untersuchungen zu der Ueberzeugung, daß „die echte, typische, hyaline Knorpelgrundsubstanz histologisch betrachtet, zum größten Teil aus fibrillär dif-

ferenziertem weißen, kollagenem Bindegewebe besteht, welches in eine gewöhnlich chondroïtinschwefelsäurehaltige amorphe Mischung verschiedener Eiweißstoffe eingelagert ist“.

Hinsichtlich der Anordnung der Fibrillen innerhalb der Grundsubstanz ist zu erwähnen, daß dieselben in den oberflächlichen Schichten des Knorpels in der Hauptsache parallel zur Oberfläche verlaufen, während sie in der Tiefe bei Gelenkknorpeln radiär, im Rippenknorpel mehr senkrecht zur Oberfläche stehen. Nirgends verlaufen die Fibrillen in der Grundsubstanz echter Hyalinknorpel nur in einer Richtung, sondern kreuzen sich wie in einem Filz in verschiedenen Richtungen, wobei aber in den meisten Fällen gewisse Hauptrichtungen deutlich erkennbar hervortreten. Im allgemeinen haben die Fibrillen, besonders ausgeprägt in der Nähe der Zellen die Neigung, in größeren oder kleineren Bögen jene zu umkreisen, so daß also Schichten von



Fig. 268. Trachealknorpel vom Meerschweinchen. Verdauungspräparat nach Höhls Methode (Trypsin). Die Zellen und die nicht leimgebende Substanz ist verdaut; überall treten die kollagenen Fibrillen der Grundsubstanz deutlich zutage. (Nach Ruppricht.)

Fibrillen entstehen, die in allen Richtungen konzentrisch um die Zellen laufen, indem sie gleichsam ein Nest aus filzig angeordneten Fibrillen bilden. „Aber nicht nur um die einzelnen Zellen, sondern auch um die größeren oder kleineren Zellgruppen wiederholt sich dasselbe in verschieden ausgeprägtem Maße und indem zugleich ein fortwährender Austausch von Fibrillen stattfindet, die von der einen Stelle nach einer anderen hinüberkreuzen, erhalten wir durchweg einen mehr oder weniger bogigen Hauptverlauf der Fibrillen in der Nähe der Zellen und der kleineren Gruppen, einen mehr gestreckten Verlauf in den größeren Zwischenräumen in größerer Entfernung von den Zellen und Gruppen. Eine andere Hauptregel ist die, daß die Bindegewebsfibrillen im Knorpel auch die Neigung haben, parallel zur Längsachse und zu den größten Flächen der Zellen und Zellgruppen zu verlaufen. So entstehen die erwähnten verschiedenen Hauptrichtungen des Fibrillenverlaufes in den peripheren und tieferen Partien der Knorpel“ (Hansen).

In manchen Fällen sind die im Knorpel sonst maskierten leimgebenden Fibrillen unmittelbar sichtbar (Faserknorpel). Wo dies beim Gelenkknorpel der Fall ist, handelt es sich nach Lubosch (43) wahrscheinlich „um mechanische Inanspruchnahme in bestimmter Weise, wodurch gleichsam ein Herausarbeiten der Fasern aus dem

hyalinen Knorpel erfolgt". Als besonders charakteristisch ist hier der Gelenkknorpel der Vögel zu nennen, wo die Faserung oft schon mit bloßem Auge sichtbar ist. Es muß ausdrücklich bemerkt werden, daß viele der in der Knorpelgrundsubstanz beschriebenen „Faserbildungen" als Artefakte zu bezeichnen sind, so vor allem die vielbesprochenen Alkoholfaserungen, welche seinerzeit Solger (77) beschrieben hat. „Entscheidend für Kunstprodukte ist, wie Lubosch bemerkt, der Verlauf der Pseudofibrillen (fast stets radiär zu den Zellen oder senkrecht zu ihnen, während die echten Fibrillen stets parallel den Zellen verlaufen oder diese umkreisen). Endlich ist der Nachweis deutlich begrenzter Faserquerschnitte für die Entscheidung wertvoll".

a) Das optische Verhalten der Grundsubstanz.

In nächster Beziehung zu dem geschilderten fibrillären Bau der Grundsubstanz steht das optische Verhalten des Korpels, denn es kann nicht bezweifelt werden, daß die doppeltbrechenden Eigenschaften desselben, wenn nicht ausschließlich, so doch zum größten Teil auf dem Vorhandensein der anisotropen kollagenen Fasern beruhen. Es erscheint daher wohl angebracht, das wesentlichste, was darüber bekannt geworden, an dieser Stelle einzufügen. Zu einer vorläufigen Orientierung über die ziemlich verwickelten Verhältnisse eignen sich am besten Knorpel, bei welchen (wie z. B. in der Trachea oder in Gelenkknorpeln) die Zellen in einer bestimmten Weise angeordnet liegen. Untersucht man einen senkrecht zur Oberfläche geführten Schnitt von einem Gelenkknorpel, so liegen, wie schon früher bemerkt wurde, die oberen plattgedrückten Zellen horizontal, während sie in der untersten Lage mit ihren Längsdurchmessern senkrecht zur Oberfläche des unterliegenden Gelenkkopfes stehen, und in einer mittleren Zone bald senkrecht, bald schief durcheinander liegen.

Zwischen gekreuzten Nicols sieht man dann nach Wilh. Müller (50) bei einer Neigung der oberen und unteren Zellenlage von 45° gegen die Polarisationsebenen in beiden eine beträchtliche Erhellung und Färbung des Gesichtsfeldes, während die Zwischenlage dunkel bleibt. „Dreht man nun das Objekt langsam um 45°, so beobachtet man an den beiden vorher im Maximum der Helligkeit befindlichen Lagen eine zunehmende Verdunkelung, während nun die ursprünglich dunkle Zone wenigstens an vielen Zellen erhellt wird. Dreht man das Objekt um 360°, so beobachtet man 4mal diesen Wechsel von Hell und Dunkel und zwar sieht man das Maximum der Dunkelheit stets dann eintreten, wenn die Längsachse der Zellen in der oberen und unteren Lage zusammenfällt mit den Schwingungsebenen der beiden Nicols. Dies beweist, daß eine Verschiedenheit in den optischen Elastizitätsachsen der kleinsten, die Intercellularsubstanz des Knorpels zusammensetzenden Teilchen, vorhanden ist, sowie daß dieselben nach bestimmten, von der Richtung der Zellen abhängigen Richtungen gelagert sein müssen". Fertigt man Querschnitte durch die untere Lage der senkrecht stehenden Zellen an, indem man von einem dicken Gelenkknorpel Schicht für Schicht parallel mit der Oberfläche des Gelenkkopfes abträgt, so beobachtet man, daß solche gut gelungene Präparate in jeder Lage dunkel bleiben, während nahe daran gelegene, mehr schief getroffene Stellen deutliche Doppelbrechung erkennen lassen. Daraus läßt sich schließen, daß die optische Achse in der der Längsrichtung der Zellen parallelen Ebene liegt. „Da bis jetzt keine Tatsachen bekannt sind, welche gegen die ein-

achsige Natur der kleinsten Elemente des Knorpels sprechen, so ist mit Zugrundelegung der erwähnten Beobachtungen wohl der Schluß gestattet, daß auch sie den einachsigen Gebilden zugehören" (W. MÜLLER). Nach MÜLLER hätte man zu denken, „daß die Intercellular(Grund-)Substanz des Knorpels aus zahlreichen einachsigen, positiv doppeltbrechenden Gebilden besteht, welche da, wo von den drei räumlichen Durchmessern der Knorpelzellen der eine an Ausdehnung überwiegt, mit ihren Hauptschnitten diesem längsten parallel gerichtet sind".

In der Folge hat v. EBNER (15b) das optische Verhalten jugendlicher Rippenknorpel (Kaninchen) untersucht. Der etwa elliptisch gestaltete Querschnitt zeigt zwischen gekreuzten Nicols „an der Peripherie bei jeder Stellung einen hellen Ring, der nur an 4 Punkten, entsprechend den Richtungen der Polarisationsebenen, von dunklen Flecken unterbrochen erscheint. Der äußerste Rand des Ringes erscheint etwas weniger hell als die weiter nach innen liegenden Teile. Die Mitte des Querschnittes erscheint fast dunkel, wenn die Ellipsendurchmesser den Polarisationsebenen parallel gerichtet sind, im Maximum erhellt, wenn diese Durchmesser unter 45° gegen die Polarisationsebenen geneigt sind. Doch erreicht die Mitte auch bei dieser Stellung nicht die Helligkeit der Peripherie. Die Erhellung der Mitte ist nie eine gleichmäßige, sie erscheint in Form einer gitterartigen Zeichnung. Untersucht man den Längsschnitt („frontal", wenn er die lange, „horizontal", wenn er die kurze Achse des elliptischen Querschnittes enthält), so erscheint derselbe in der Mitte im Maximum hell, wenn die Längsachse des Knorpels im Azimuth ± 45° steht, im Maximum dunkel, wenn jene einer Polarisationsebene parallel geht. Ueber einer Gipsplatte zeigt der äußere Ring des Querschnittes ein „negatives" Kreuz. Die Mitte des Querschnittes zeigt Additionsfarben, wenn der kurze, Subtraktionsfarben, wenn der lange Durchmesser des elliptischen Querschnittes dem Hauptschnitt der Gipsplatte parallel gerichtet ist" (v. EBNER).

Als wahrscheinlichste Erklärung der optischen Erscheinungen, wie sie ein Knorpelschnitt darbietet, ist nach v. EBNER die histologische Struktur und speziell die Anordnung der kollagenen Fibrillen zu bezeichnen: „Die Polarisationsbilder sind abhängig von der vorherrschenden Richtung der Fibrillen des Knorpels, welche in verschiedenen Richtungen sich durchsetzen" ... „Die Fibrillen sind positiv einachsig und verlaufen vorwiegend in der Richtung der die Zellengruppen trennenden Grundsubstanzbrücken. Diese Brücken sind im allgemeinen am dicksten im kurzen, weniger dick im langen Querdurchmesser, am dünnsten in der Richtung der Längsachse des Knorpels. Dies erklärt vollständig die eigentümlichen Erscheinungen in der Mitte des Querschnittes und am Längsschnitt. Die vorwiegend ringförmige Anordnung der Grundsubstanz an der Peripherie macht die optischen Erscheinungen an dieser ebenfalls verständlich. In der äußeren Ringzone des Knorpels laufen die Fasern vorwiegend zirkulär, also die optische Achse vorwiegend tangential und biegen in der subperichondralen Schicht in einen gekreuzten, vorherrschend longitudinalen Verlauf ab. Dadurch erklärt sich, daß der Querschnitt des Ringes im ganzen ein negatives Kreuz zeigt ... Es wird begreiflich, daß der Längsschnitt des Ringes eine innere, in bezug auf die Längsrichtung des Knorpels negativ wirkende Lage, dann weiter nach außen eine neutrale und endlich eine verhältnismäßig positiv wirkende, subperichondrale Lage besitzt (sie besteht aus logitudinalen Fäserchen). Es erklärt sich auch, daß ein ganz oberflächlicher Tangentialschnitt positiv in bezug auf die Längsachse des Knorpels wirkt. In der Mitte des Knorpels laufen die stärkeren Faserbündel im allgemeinen radiär, die stärksten aber im kurzen Querdurchmesser, während ein longitudinales Fasersystem nur schwach entwickelt ist. Dadurch erklärt sich die Wirkung des Querschnittes bei Orientierung des kurzen Querdurchmessers im Hauptschnitt der Gipsplatte, die ziemlich gleichmäßige Wirkung der verschiedenen

Längsschnitte, die alle positiv wirken, wenn ihr Querdurchmesser dem Hauptschnitt der Gipsplatte parallel steht" (v. Ebner).

Es muß ausdrücklich bemerkt werden, daß die geschilderten Verhältnisse nur für die Rippenknorpel jugendlicher Individuen gelten. Beim erwachsenen Menschen und bei ausgewachsenen Tieren zeigen dieselben im polarisierten Lichte oft sehr verwickelte und in ihren Einzelheiten schwer deutbare Erscheinungen.

v. Ebner hat dann auch den Einfluß von Zug und Druck auf das optische Verhalten sowohl an ganzen Stücken wie auch an Längsschnitten untersucht, und fand, daß schon ein geringer Zug in der Richtung der Längsachse genügt, um die Doppelbrechung merklich zu vermindern. Es erklärt sich dies vom parallelfaserigen Bindegewebe (Sehnen) abweichende Verhalten, wenn man berücksichtigt, „daß es sich um eine positiv einachsige Substanz handelt, bei welcher — im Gegensatz zu jenen — der Zug nicht in der Richtung der optischen Achse, sondern senkrecht darauf ausgeübt wird, genauer genommen, müßte man sagen, der Zug wirke senkrecht zur optischen Achse der vorherrschenden Faserrichtung". Doch bietet der dünne Rand der Knorpelplatte am hinteren Ende des Schwertfortsatzes des Brustbeines junger Kaninchen Gelegenheit, zu zeigen, daß Zug an sich auch beim Knorpel + Doppelbrechung hervorruft. Zwischen gekreuzten Nicols zeigt ein solches Objekt nur schwache Doppeltbrechung und über der Gipsplatte zeigen sich unregelmäßig verteilte Flecken von schwach steigenden und sinkenden Färbungen in allen Azimuthen. Es ist daraus zu schließen, daß die Faserungen in der Fläche nach allen Richtungen ziemlich gleichmäßig entwickelt sind. Uebt man nun einen mäßigen Zug aus, so kommt starke Doppelbrechung zustande (v. Ebner).

Schaffer (66—68) verdanken wir auch einige Bemerkungen über das polarisatorische Verhalten des Knorpelgewebes von *Ammocoetes* und *Myxine.*

„Bringt man einen frischen, isolierten Knorpelstrahl des ersteren Tieres zwischen gekreuzte Nicols über eine Gipsplatte Rot I. Ordnung, so erscheint das Perichondrium stark + doppeltbrechend entsprechend der Längsachse des Strahles, während der Inhalt (die Zellen) bei der Stellung, in welcher das Perichondrium in steigender Farbe blau erscheint, deutlich eine gelbe Farbe gibt. In der entgegengesetzten Stellung ist die Erscheinung nicht so deutlich. Daß die Fasern des Perichondriums parallel zur Längsachse der Strahlen verlaufen und in dieser Richtung auch in die oberflächliche Grundsubstanzlage eingeschlossen werden, ist leicht nachzuweisen. Besäßen die (dünnen) Scheidewände der Grundsubstanz eine fibrilläre Struktur, so müßten diese Fibrillen daher im wesentlichen senkrecht zur Längsachse der Strahlen verlaufen." Nach meiner Meinung erklärt sich das beschriebene Verhalten der Zellwände leicht, wenn man berücksichtigt, daß die Zellen in der Richtung der Strahlenachse stark abgeplattet sind und daher ganz vorwiegend nur die senkrecht (radiär) zur Oberfläche gelegenen Wandabschnitte optisch zur Geltung kommen können.

b) Die Untersuchungen Hammars und Hansens.

Wenden wir uns nun wieder zur Besprechung des mikrochemischen Verhaltens der Knorpelgrundsubstanz, so ist zunächst der ausgezeichneten Arbeit Hammars (27) über die Gelenkknorpel zu gedenken. Hammar teilt die Grundsubstanz des Hyalinknorpels (Gelenkknorpels) ein in einen durch und durch fibrillierten („differenzierten") und in einen „formlosen" Anteil. Den Zellen (resp. Zellgruppen) zunächst liegt der letztere, ihm schließt sich nach außen als ein Teil der differenzierten Grundsubstanz die „Mantelschicht" an, welche nach Färbung mit Säurefuchsin-Malachitgrün aus roten, äußerst feinen, dichtliegenden Fibrillen besteht, die in einer (grün gefärbten) interfibrillären Kittsubstanz eingebettet liegen (Fig. 269).

Was noch sonst außerhalb der Zellgruppen, ihrer formlosen Grundsubstanz und ihrer Mantelschicht übrig bleibt, bezeichnet HAMMAR als die „intermediären Züge“, die ebenfalls fibrillär gebaut erscheinen. Mit Hämatoxylin färbt sich die formlose Grundsubstanz und die Mantelschicht blau, die intermediären Züge gar nicht oder nur schwach. HAMMAR hat außerdem Mazerations- und Digestionsversuche an Gelenkknorpeln mittels der schon von früheren Autoren angewendeten Methoden angestellt. Alle diese Reagentien wirken mehr oder weniger zersetzend auf die interfibrilläre Kittsubstanz und geben dem Knorpel schneller oder langsamer ein fibrilläres Aussehen. Zugleich ändert sich die Tinktionsfähigkeit für Hämatoxylin oder, wie man mit Rücksicht auf die chemische Natur dieses Farbstoffes sagen kann, die Basophilie. Anfangs wird die Tingibilität nur abgeschwächt, darauf verschwindet sie gänzlich, erst in der Mantelschicht, dann in der formlosen Grundsubstanz, am längsten erhält sie sich in den intermediären Zügen. Bei unvollständiger Maceration oder Digestion kann man noch formlose Grundsubstanz bzw. interfibrilläre Substanz in den Schnitten nachweisen, schließlich ist sie aber gänzlich verschwunden und die Zellreste liegen nun in weiten Hohlräumen, die von fibrillärer Substanz direkt begrenzt sind.

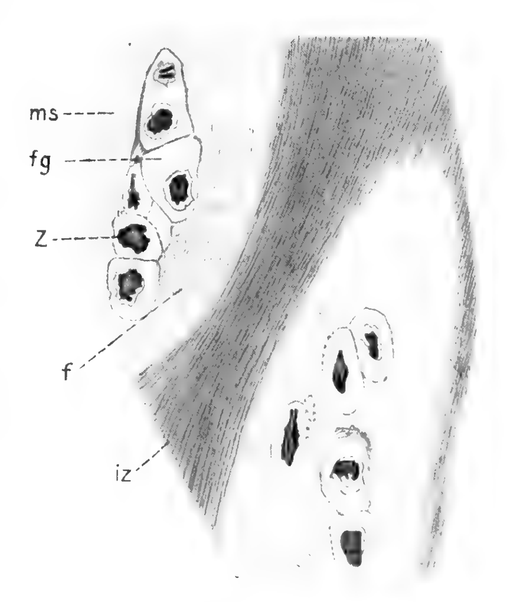


Fig. 269. Vertikalschnitt durch den Knorpel des Caput femoris (Mensch) in der Mittelpartie. *ms* Mantelschicht (im Original schwach rot); *iz* intermediäre Züge (stark rot); *fg* formlose Grundsubstanz (grün); *z* Zellen (rot); *f* Faltungen der Fibrillen (Färbung mit Säurefuchsin-Malachitgrün). (Nach HAMMAR.)

HAMMAR prüfte auch das Hauptobjekt MÖRNERS, den Trachealknorpel vom Rind und konnte sowohl mittels Färbung mit Säurefuchsin-Malachitgrün, wie auch bei Trypsinverdauung im „Balkenwerk“ Fibrillen nachweisen, während „Chondrinballen“ strukturlos blieben.

Was nun die Untersuchungen HANSENS betrifft, so waren dieselben in erster Linie darauf gerichtet, durch wirklich elektive Färbungen die Verteilung der beiden wichtigsten chemischen Bestandteile der Knorpelgrundsubstanz (Chondroïtinschwefelsäure und Kollagen) mikroskopisch festzustellen. Schon aus den histochemischen Versuchen MÖRNERS (l. c.) geht hervor, daß in der Grundsubstanz der von ihm untersuchten Hyalinknorpel basophile und azidophile Stoffe enthalten sind, und zwar wäre die Basophilie durch das „Chondromukoïd“ veranlaßt, da er ja gerade die Lokalisation seiner

basischen Farbe (Methylviolett) der Verteilung des Chondromukoïds entsprechend findet. Die Acidophilie bezieht er auf das „Albumoïd“ oder, wie er in seiner ersten Publikation meinte, das Kollagen. Wie lange bekannt, ist die Affinität der Knorpelsubstanz zu basischen Farbstoffen (Hämatoxylin als Alaun-Hämatoxylin und entsprechende Kombinationen, Methylviolett, Echtblau, Methylenblau u. a.) eine sehr große, größer als die des Kernchromatins, dessen entsprechende Eigenschaft wohl von der Nukleïnsäure herrührt. „Da der Gedanke a priori eine gewisse Wahrscheinlichkeit für sich hat, daß eine so entschiedene Affinität eines Gewebes zu exquisit basischen Farbstoffen von dem Vorhandensein einer Säure, die Färbung mithin von einer Art Salzbildung herrührt und da ferner Mörner und Schmiedeberg ja eben im Knorpel das Vorhandensein reichlicher Chondroïtinschwefelsäure nachgewiesen haben, da ferner keiner der anderen chemischen Hauptbestandteile des Knorpels (Albumoïd, Kollagen) besonders starke basophile Eigenschaften besitzt, so liegt der Schluß nahe, daß die Basophilie der Knorpelgrundsubstanz wahrscheinlich dem Vorhandensein der Chondroïtinschwefelsäure zu verdanken ist.“ Das Ideale wäre natürlich, wie Hansen bemerkt, wenn man eine echt chemische Reaktion auf die Chondroïtinschwefelsäure und ihre Verbindungen hätte; eine solche gibt es aber einstweilen nicht, weshalb man diesem Mangel durch sorgfältige Kritik und Diskussion der tinktoriellen Resultate abhelfen muß, was denn auch möglich ist. Bezüglich der von Hansen angewendeten Methode, die er zu einer im strengen Sinne elektiven ausgestaltete, muß auf die Originalabhandlung verwiesen werden (l. c. p. 598 ff.).

Durch Behandlung fixierter (Alkohol) oder frischer Knorpelschnitte mit Reagenzien, die erfahrungsgemäß die Chondroïtinschwefelsäure oder das Chondromukoïd ausziehen oder auch nur die erstere von ihren, wie Schmiedeberg sagt, losen, salzartigen Verbindungen mit Albuminstoffen und Albuminoïden abspalten, gelang es Hansen, die Basophilie vollkommen zu beseitigen (Behandlung mit Alkalien, lange Mazeration in Wasser), ohne daß zunächst das Aussehen der ungefärbten Präparate irgendwie verändert war. Umgekehrt kann man der Grundsubstanz ihre Basophilie wiedergeben, wenn man die Schnitte mit einer Lösung von Chondorïtinschwefelsäure behandelt (Hansen, l. c. p. 589). Je länger man (bis zu einer gewissen Grenze) den nichtbasophilen Schnitt in der Lösung der Chondroïtinschwefelsäure liegen läßt, um so intensiver wird die Basophilie an allen den Stellen (um die Zellen herum und in gewissen anderen Partien der Grundsubstanz), die auch normal das meiste Chondromukoïd enthalten und um so mehr wird die künstliche Basophilie den Verhältnissen eines normalen Kontrollschnittes ähnlich.

Wichtiger noch als die Färbung der Chondroïtinschwefelsäure war in histologischer Beziehung die Färbung des Kollagens im Knorpel. Sie gelingt in einer allen Anforderungen entsprechenden Weise mittels der von Hansen umgearbeiteten Säurefuchsin-Pikrin-Methode, von der schon früher die Rede war. Wertvolle Aufschlüsse gibt dann auch die kombinierte Anwendung beider Methoden (vgl. über die Technik Hansen, l. c. p. 608—655).

Vielfach hat man Gelegenheit, zu beobachten, daß der Nachweis von Kollagen durch die spezifische Bindegewebsfärbung dadurch er-

schwert wird, daß Chondroïtinschwefelsäureverbindungen die Fähigkeit besitzen, das Kollagen zu „maskieren“. Dies zeigt sich sehr klar bei Untersuchung eines senkrecht zur Oberfläche geführten Knorpelschnittes bei Färbung mit Säurefuchsin-Pikrin. Die äußeren Schichten zeigen dann immer eine weit stärkere rote „Kollagenfärbung“ als die inneren. Entfernt man aber vorher die Chondroïtinschwefelsäure in der oben angegebenen Weise, so daß die Grundsubstanz die Basophilie einbüßt, so färbt sich nun alles Kollagen des Knorpels und man erhält eine starke Rotfärburg der gesamten Grundsubstanz. Bei entsprechender Vergrößerung erkennt man dann in derselben überall (aber verschieden dicht gelagert) feine rote kollagene Fibrillen und zwar auch an Stellen, wo vor der Entfernung der Chondroïtinschwefelsäure nur wenige oder gar keine zu bemerken waren. Hansen unterscheidet daher im Knorpel zwei Gruppen von Kollagen: das unmaskierte, das sich schon an den gewöhnlichen basophilen Schnitten rot färbt und das maskierte, das erst dann färbbar wird, wenn es durch Entfernung der Chondroïtinschwefelsäure freigemacht wird. Es hängt demgemäß die Färbbarkeit des Kollagens mit Säurefuchsin-Pikrin hauptsächlich davon ab, in wie hohem Grade es als stark acidophile Substanz mit den entschieden basophilen Substanzen verbunden ist, die Bindung sei nun „rein chemisch“ oder mehr „physikal-chemisch“.

Als allgemeine Regeln für das tinktorielle Verhalten der Knorpelgrundsubstanz können nach Hansen die beiden folgenden gelten:

1) Wo sich eine große Menge amorpher Interfibrillärsubstanz findet, da ist auch die Chondroïtinschwefelsäure-Menge relativ am größten, deshalb bleibt auch an solchen Stellen verhältnismäßig wenig, eventuell gar kein unmaskiertes Kollagen zurück. **Sie sind also Prädilektionsstellen der basischen Färbung.**

2) Umgekehrt, wo die absolute Kollagenmenge (Totalsumme des maskierten und unmaskierten Kollagens) am größten ist, da wird in der Regel der Chondroïtinschwefelsäuregehalt ein relativ geringer und die Menge des unmaskierten Kollagens eine relativ große sein. **Solche Stellen werden Prädilektionsstellen der sauren Färbung mit Säurefuchsin-Pikrin.**

Betrachten wir zunächst die Verteilung basophiler (Chondroïtinschwefelsäure) und acidophiler (Kollagen) Substanzen im Knorpelgewebe, so erscheint die gewöhnliche junge Knorpelgrundsubstanz in ihrem ganzen Umfang stark basophil, also überall stark chondroïtinschwefelsäurehaltig. „Bei starker Färbung wird sie ganz blauschwarz, oft fast undurchsichtig.“ Später ist die Basophilie in der Regel in den tieferen, zentralen Schichten des Knorpels stärker als in den peripheren, welch letztere demnach (wie z. B. auch die Gelenkflächen) stets weniger chondroïtinschwefelsäurehaltig sind; desgleichen erweist sich die Grundsubstanz in unmittelbarer Nähe der Gefäßkanäle des Knorpels, sowie an Stellen, „wo das Perichondrium loser und das außerhalb desselben gelegene Gewebe stärker vaskularisiert ist als, weniger basophil. Schmiedeberg (l. c.) hat seinerzeit in Hinblick auf die Tatsache, daß die Chondroïtinschwefelsäure offenbar keinen nachweisbaren Einfluß auf die wesentlichen physikalischen Eigenschaften des Knorpelgewebes

und namentlich seine Festigkeit ausübt (die entkalkte Knochengrundsubstanz, sowie das Skelett der Knorpelfische sind davon frei), die Vermutung geäußert, „daß der Knorpel nur die Bildungsstätte und das Reservoir für diese gepaarte Säure ist, von welchem aus sie sich nach Bedarf weiter im Organismus verbreitet, um hier gewissen, noch unbekannten Zwecken zu dienen (vgl. über die Verbreitung der Säure Biochem. Handlexikon Abderhalden, Bd. 4, 1911, p. 958). Offenbar würde die erwähnte Verteilung der Basophilie mit einer solchen Annahme durchaus im Einklang stehen. Außerdem hat Hansen (l. c. p. 679) bei Untersuchung der Markräume und Gefäßkanäle im Knorpel von Rindern und Pferden gesehen, „daß die Kapillaren und einige der kleineren Gefäße rote Blutkörperchen in einem Plasma liegend enthielten, das stark basophil war und sich stark blau färbte, ganz wie die Chondrïtinschwefelsäureverbindungen in der Knorpelgrundsubstanz. Es ließ sich zeigen, daß die Gefäße mit dem basophilen Plasma in eine größere Vene einmündeten, die ebenfalls blau gefärbtes Plasma enthielt. Hansen denkt daher ebenfalls an die Möglichkeit, „daß die Saftströme in den benachbarten Geweben, die von der Blut- und Lymphzirkulation herrühren, während das Tier lebt, einen Saftwechsel zwischen dem Knorpel und dessen Umgebung unterhalten, und daß auf diese Weise Chondroïtinschwefelsäureverbindungen in das Gefäßsystem eindringen, wo sie natürlich vorzugsweise in jenen Gefäßen zu finden sind, welche Blut oder Lymphe vom Knorpel wegführen“.

Wenn so die Gesamtverteilung der basophilen resp. acidophilen Substanz im Knorpel zu interessanten Schlußfolgerungen führt, so gilt dies nicht minder bezüglich der Verteilung innerhalb der einzelnen Zellterritorien.

Um jede Knorpel**zelle** und in den mehr zentral gelegenen Partien zugleich um jede Knorpelzellen**gruppe** läßt sich in jedem typischen Hyalinknorpel höherer Wirbeltiere „ein Maximum des Blau“ (d. h. basophiler Substanz) nachweisen. Stark basophil ist stets die sogenannte Knorpelzellenkapsel und in den äußerst zahlreichen Fällen, wo eine solche sich nicht bestimmt als solche erkennen läßt, die unmittelbar um die Zelle und die Knorpelhöhle liegende Partie der hyalinen Grundsubstanz. Außerhalb dieser maximal basophilen Zone liegt dann konstant eine solche mit geringerer Basophilie, und hieraus resultiert das sehr charakteristische Färbungsbild, welches mit einer Unzahl von sekundären Variationen als Typus fast alles hyalinen Knorpels wiedergefunden wird. Nach Hansen lassen sich bei Anwendung der Tripelfärbung (saurem Methylenblau-Säurefuchsin-Pikrin) um die kleineren Knorpelzellgruppen herum regelmäßig drei Zonen unterscheiden, von deren Anordnung Fig. 270 eine Vorstellung geben soll. Auf die stark basophilen (blauen) Zonen I und II folgt eine schwächer basophile Zone (III), welche durch ihren Gehalt an unmaskiertem Kollagen ausgezeichnet ist und daher im gegebenen Falle, wo absichtlich eine weit unter der maximalen Intensität liegende basische Färbung gewählt wurde, rot erscheint. (Sie kann je nach der Menge der Chondroïtinschwefelsäure und des unmaskierten Kollagens auch farblos oder ganz schwach blau oder hellrot aussehen.) Bekanntlich sind die kleineren Gruppen von Zellen im Knorpel

wieder zu größeren höherer Ordnung gesammelt, die nun ihrerseits wieder von einer stärker basophilen und deshalb blauen Grundsubstanz — Zone IV — umgeben erscheinen. Fig. 270 zeigt um eine einzelne Zelle in halbschematischer Weise die Zonenfolge bei isolierter basischer (obere Hälfte) und saurer (untere Hälfte) Färbung, wobei das komplementäre Verhalten sehr deutlich hervortritt. Bei manchen Knorpeln findet sich in Zone II und IV ziemlich viel unmaskiertes Kollagen, ja es kann solches sogar in Zone I vorkommen. „*In älterem und namentlich in altem Knorpel* enthalten diejenigen Partien, in denen das *meiste* unmaskierte Kollagen vorkommt, dieses gewöhnlich in auffallend reichlicher Menge, oft so dicht, daß die einzelnen Fibrillen sich in gewissen Schichten nicht deutlich voneinander unterscheiden lassen.“ Auch können hier weit zahlreichere abwechselnde

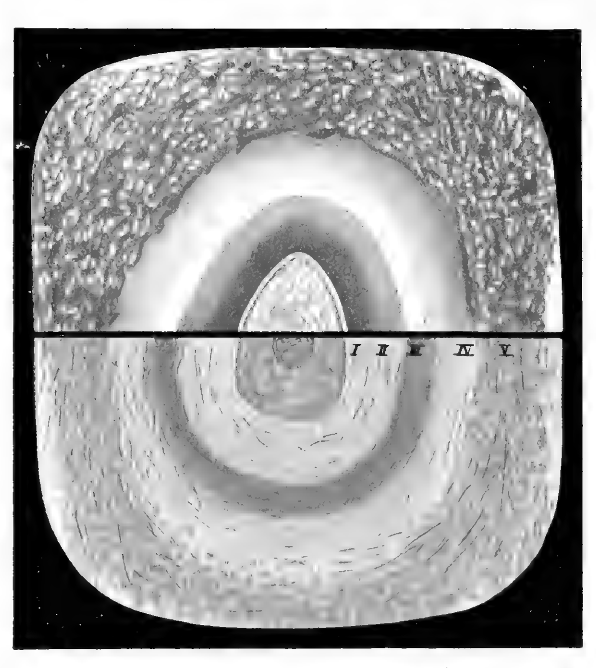


Fig. 270. Zonale Differenzierung der Grundsubstanz in Bezug auf eine einzelne Knorpelzelle (halb schematisch). Man erkennt die Reziprozität der rein sauren und der rein basischen Färbung. Die obere Hälfte ist mit saurem Methylenblau, die untere mit Säurefuchsin-Pikrin gefärbt. Die (gelben) Körner in Zone IV—V in der unteren Hälfte sind Albumoïdkörner, die in der oberen Hälfte farblos blieben. (Nach Hansen.)

Zonen roter und blauer Ringe, Gürtel und Trabekel auftreten; die Grenzen zwischen den einzelnen Schichten werden dann oft sehr scharf und es kann sogar zur wirklichen Trennung und Lösung des Zusammenhanges kommen („geschichtete Kapseln“). Die äußersten, stark kollagenhaltigen „Kapseln“ entsprechen dann dem, was noch Kölliker (1889) als *Zellmembran* bezeichnete, die sich demnach durch abwechselndes Ablagern von Chondromukoïd, kollagenen und albumoïden Schichten verdickt.

Es ist nun eine für die Physiologie des Knorpelgewebes höchst bedeutungsvolle Tatsache, daß für die zonale Anordnung der einzelnen chemisch verschiedenen Schichten nicht wie bei der Bildung der Pflanzenzellmembranen (wenigstens in der übergroßen Mehrzahl der Fälle) lediglich die *periodische Ausscheidung* seitens der Zellen maßgebend ist, die ja auch beim Knorpel fraglos stattfindet, sondern es läßt sich hier außerdem der Nachweis führen, „daß eine

primär gegebene zonale Abwechslung in der zuletzt gebildeten Grundsubstanz in vielen Fällen relativ schnell schwindet, indem diese Grundsubstanz sich von der Zelle entfernt und, während ihre Bestandteile sich fortwährend anders ordnen und lagern, womit sich zum Teil auch extracelluläre Neubildung kombiniert, mit den weiter von der Zelle gelegenen Partien in Verbindnng tritt. Diese werden nun der Sitz einer sekundären zonalen Anordnung, sowohl in tinktorieller, als mehr oder weniger auch in struktureller Beziehung" (Hansen). In dieser Hinsicht sind auch gewisse Altersveränderungen des Knorpels von großem Interesse. Es war schon früher davon die Rede, daß Mörner in der Knorpelgrundsubstanz älterer, ausgewachsener Tiere ein Balkenwerk auftreten sah, welches offenbar dem von Hansen an jüngeren Knorpeln beschriebenen durchaus nicht entspricht und das

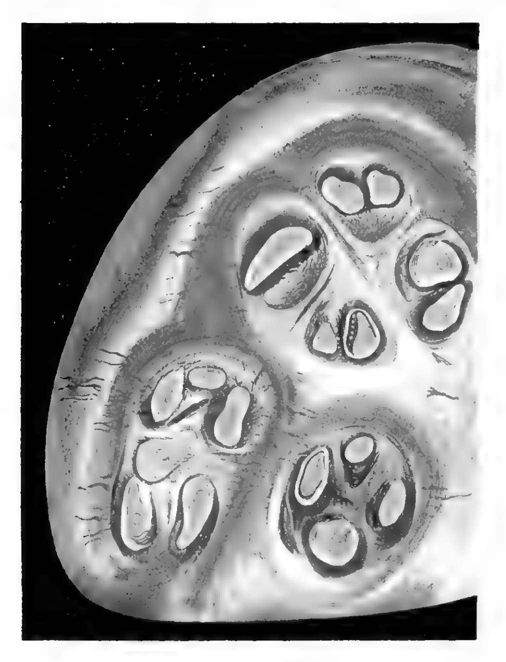


Fig. 271. Schnitt aus der Cartilago thyreoïdea vom Hund. (Alkohol. Methylenblau - Säurefuchsin - Pikrinsäure). In der Umgebung vieler Zellen erscheinen die kollagenen (roten) „Mäntel". Man sieht zugleich, wie das so gebildete Kollagen später in die Grundsubstanz abrückt, um in veränderter Anordnung rote Trabekel zwischen den blauen pericellularen Massen zu bilden. (Nach Hansen.)

er als „Albumoïd" bezeichnete. Hansen findet diesen sehr widerstandsfähigen Eiweißstoff in Form von Körnern, namentlich in dem der Zone IV entsprechenden basophilen Trabekelwerk. Von dem chemischen Verhalten dieser dem Elastin oder Keratin ähnlichen Substanz war schon oben die Rede. Mit Säurefuchsin-Pikrin färbt sich das Albumoïd gelb oder orange (Fig. 270). Saures Methylenblau läßt die Körnchen ungefärbt, die sich dann in der stark basophilen Grundmasse gewissermaßen im Negativ darbieten. Im alten Knorpel nimmt auch das Kollagen der Grundsubstanz oft in hohem Grade auf Kosten des Chondromukoïds zu, so daß Zone IV neben Albumoïd auch reichlich Bindegewebsfibrillen enthält. Auf diese Weise kann es zu einer Verschmelzung der Zone III und V kommen und man erhält statt eines blauen, ein stark entwickeltes rotes Balkenwerk, das eventuell mehr oder weniger Albumoïd enthält. Blau erscheint in solchen

Fällen nur die Umgebung der Zellen resp. Zellgruppen („Chondrinballen“ MÖRNERS) (Fig. 271). Die mannigfachen Wandlungen, welche die Knorpelgrundsubstanz in chemischer und struktureller Hinsicht im Laufe der Entwicklung des Gewebes erfährt, tritt besonders deutlich hervor, wenn man das geschilderte Verhalten alter mit dem jugendlicher Knorpel vergleicht. Wie schon erwähnt, ist für solche (namentlich fötale) Knorpel die entschiedene starke und ziemlich gleichartige Basophilie der Grundsubstanz besonders charakteristisch. „Das rote Balkenwerk unmaskierten Kollagens bei der Säurefuchsin-Pikrinfärbung findet sich noch nicht angedeutet. .... Wenn man aber behutsam die Chondroïtinschwefelsäure gänzlich oder in größerem Umfang entfernt, kann man auch in diesen Fällen das Kollagen oder eine Vorstufe desselben demaskieren. Man erhält dann mit Säurefuchsin-Pikrinfärbung eine mehr oder minder starke Rotfärbung der Knorpelgrundsubstanz mit dem Perichondrium zusammenhängend, und ebenfalls Andeutungen eines roten Trabekelwerkes, von dem man in vielen Fällen nachzuweisen vermag, daß es aus äußerst feinen echten Bindegewebsfibrillen besteht. Die Maxima der Rotfärbung des Balkenwerkes in solchen ganz jungen, demaskierten Knorpelschnitten liegen indessen nicht immer in solcher Beziehung zu den Zellen, daß sie der Zone III bei der typisch ausgeformten zonalen Differenzierung im völlig entwickelten Knorpel entsprechen würden; man findet vielmehr häufig, daß das Bindegewebe (also die am kräftigsten rot gefärbten Teile) den Zellen zunächst liegt“ (HANSEN).

Die Untersuchungen HANSENS beziehen sich im wesentlichen auf den Hyalinknorpel von Wirbeltieren; doch behauptet er, daß die besprochenen Verhältnisse auch für die Cephalopodenknorpel Geltung haben. Ein genauerer Nachweis scheint noch auszustehen. Nach NOWIKOFF (54) enthält die Grundsubstanz der tieferen Schichten des Cephalopodenknorpels bedeutende Mengen von Chondromukoïd und nimmt daher bei Färbung nach HANSENS Methode einen blauen Ton an. Das Chondromukoïd scheint jedoch nicht gleichmäßig verteilt zu sein. Es sammelt sich hauptsächlich in der Nähe der Knorpelzellen, weshalb diese Partien der Grundsubstanz am intensivsten tingiert werden. Die zwischengelegenen chondromukoïdärmeren Räume erscheinen, wie die gesamte Grundsubstanz der durch flachgedrückte Zellen ausgezeichneten Rindenschicht des Knorpels mehr rötlich, woraus demnach zu erschließen wäre, daß sie mehr Kollagen enthalten. Eine ganz typische Kollagenfärbung konnte NOWIKOFF allerdings weder im Knorpel noch im Bindegewebe von Cephalopoden beobachten, woraus er schließt, daß es hier stets maskiert, d. h. in Verbindung mit anderen Stoffen (Mukoïden) vorkommt. Dagegen verdanken wir SCHAFFER (l. c.) ausführliche Angaben über das mikrochemische (namentlich auch tinktorielle) Verhalten des „Zellenknorpels“ niederer Wirbeltiere (*Ammocoetes*, *Petromyzon*, *Myxine*). Gerade diese sozusagen primitiven Formen des Knorpelgewebes bieten aber wegen ihrer außerordentlich deutlichen territorialen Gliederung ganz besonderes Interesse. Leider fehlt es noch ganz an den nötigen chemischen Vorarbeiten. SCHAFFER erwähnt die große Widerstandsfähikeit des gelben Knorpels von *Myxine* gegen Säuren. Schnitte aus Alkohol in konzentrierter HNO_3 zeigen erst nach 24 Stunden deutliche Lösungserscheinungen. „Die Kapsel und die

inneren Zellhöfe blättern sich ab und zwischen diesen feinen Blättern treten kugelige Vakuolen in radiärer Anordnung auf . . . . am längsten widerstehen die äußeren Höfe. Wäscht man einen solchen Schnitt gut aus und setzt unter dem Mikroskop schwache (0,1-proz.) NaOH-Lauge zu, so löst sich der ganze Rest zu einer orangerot gefärbten, formlosen Masse auf.“ Starke (30-proz.) Chromsäure läßt die inneren Zellhöfe außerordentlich scharf hervortreten und macht namentlich auch ihre Schichtung deutlich. Bei längerer Einwirkung werden um einzelne Zellhöhlen deutliche und ungemein zierliche radiäre Streifungen sichtbar, welche Kapsel und Lamellen des inneren Zellhofes wie von feinsten radiären Kanälchen durchsetzt erscheinen lassen. Hier und da erscheint die innerste Lamelle („Kapsel“) vollkommen abgelöst und bekundet so am besten ihre Bedeutung als selbständige Schicht. Längeres Liegen in 5-proz. oder stärkerer Natronlauge führt allmählich zur Lösung der Kapsel und des inneren Zellhofes; die äußeren Höfe bleiben im Zusammenhang erhalten, zeigen aber nun, wie vorher die inneren, eine Zerlegung in konzentrische Lamellen. Bevor die äußeren Höfe in Lösung gehen, löst sich auch die interterritoriale Substanz, so daß man vollkommen isolierte äußere Zellhöfe leicht erhalten kann.

Mit Millons Reagens tritt an Schnitten des harten *Myxine*-Knorpels eine sehr deutliche Rotbraunfärbung der oberflächlichen Appositionszone und der interterritorialen Substanz, besonders der Zwickel ein. Bei leichtem Erwärmen färbt sich aber auch die Kapsel und der innere Zellhof deutlicher, während die äußeren Zellhöfe nahezu farblos bleiben. Nach 18-stündiger Verdauung mit Pankreatin (Grübler) in 5-proz. Lösung von Na_2CO_3 färben sich Schnitte mit höchst verdünntem Pikrofuchsin im ganzen viel stärker rot als gewöhnliche, indem die rot färbbaren Höfe auf Kosten der äußeren an Breite zugenommen haben, die nur mehr ganz schmale Ringe darstellen.

Wie beim Hyalinknorpel höherer Wirbeltiere sieht man auch im *Myxine*-Knorpel unmittelbar um die Zellen eine stark basophile Zone (Kapsel), und um diese eine schwächer basophile, bzw. schwach oxyphile (innerer Zellhof). Beide zusammen lösen sich bei Behandlung mit Säuren oder Alkalien früher als ein dieselben in seinen Lücken einschließendes Balkenwerk (interterritoriale Substanz + äußerer Zellhof).

Auch bei dem als Typus eines „Knorpels ohne Grundsubstanz“ aufgeführten Kiemenknorpel von *Ammocoetes* findet sich zwischen den Zellen eine Substanz in Form eines dünnwandigen Fachwerkes, „welche das färberische Verhalten des Chondromukoïds zeigt, d. h. sich stark mit Hämalaun, Methylviolett etc. färbt“ und die Weichheit und Biegsamkeit des Gewebes bedingt. Vollkommen verschieden davon ist nach Schaffer der feste Schädelknorpel desselben Tieres. „Die Grundsubstanz entbehrt hier des Chondromukoïds und verhält sich daher färberisch gerade entgegengesetzt wie die Kiemenknorpel; Eosin, Tropäolin etc. färben dieselbe lebhaft.“ Am Schwanzflossenknorpel von *Ammocoetes* zeigt die zuerst als schmale Zellgrenzen sichtbar werdende („prochondrale“) Grundsubstanz färberisch noch nicht das Verhalten des Chondromukoïds und bleibt selbst mit den zum Nachweis desselben empfindlichsten Farbstoffen ungefärbt. Die eigentliche („proto-

chondrale") Grundsubstanz geht nach SCHAFFER in der Folge aus einer mikrochemischen Umwandlung der prochondralen hervor. Sie färbt sich nun intensiv mit Hämalaun und DELAFIELDS Hämatoxylin (Chondromukoïd). Während in den weichen *Ammocoetes*-Knorpeln wirkliche „Kapseln" noch vollkommen fehlen, besteht, wie schon früher erwähnt wurde, die Grundsubstanz der Flossenstrahlknorpel von *Petromyzon fluviatilis* aus deutlichen Kapseln und einer dieselben trennenden resp. verbindenden interkapsulären Zwischensubstanz (SCHAFFER). Bei Doppelfärbung junger Knorpelpartien mit Hämalaun und Eosin erscheint die letztere blau (wie die protochondrale Grundsubstanz des *Ammocoetes*-Knorpels), während sich die Kapselsubstanz mit Eosin rot färbt. Es scheint daher, daß die der Zeit nach „jüngeren" „Kapseln" ihrer chemischen Beschaffenheit nach mit der „prochondralen" Grundsubstanz im Sinne SCHAFFERS übereinstimmen. Die aus zwei verschiedenen Substanzen bestehenden Zellscheidewände erleiden nun in der Folge offenbar noch weitere chemische Umwandlungen, worauf die völlige Umkehr des färberischen Verhaltens in älteren Knorpelpartien hinweist. Sowohl die Zellen, wie die Grundsubstanz, haben hier an Masse zugenommen, aber nun färben sich die Kapseln mit Hämalaun blau, während die interkapsuläre Substanz diese Farbe nicht mehr annimmt, dagegen sich mit Eosin färbt. Die protochondrale Grundsubstanz hat also abermals eine chemische Umwandlung erfahren und zwar — worauf Gewicht zu legen ist — nachdem sie bereits außer Berührung mit ihren Bildungszellen ist. Diese nunmehr mit Eosin färbbare interkapsuläre Substanz bezeichnet SCHAFFER als „metachondrale". Der ganze Entwicklungsgang ist demnach folgender: „Zuerst differenzieren die Zellen eine prochondrale Grundsubstanz, diese wandelt sich in die protochondrale um, auf welche weiterhin prochondrale Kapselsubstanz abgelagert wird. Im weiteren Verlaufe wandelt sich diese in die protochondrale Kapselsubstanz um, während die protochondrale Grundsubstanz zur metachondralen wird" (SCHAFFER).

D. Leben und Wachstum der Grundsubstanz.

Wir sind zurzeit noch nicht in der Lage, die Ursachen aller der genannten Differenzierungen und Verschiedenheiten innerhalb der Grundsubstanz des Knorpels aufweisen. „Die Beantwortung dieser Fragen kann wahrscheinlich nur die experimentelle Histologie und Histochemie geben, und es erleidet keinen Zweifel, daß der Knorpel gerade wegen seines ganz eigentümlichen Baues und seiner Konsistenz eines der besten Untersuchungsobjekte ist" (HANSEN). Das eine darf aber wohl mit Sicherheit behauptet werden, daß in der Grundsubstanz auch nach ihrer Abscheidung seitens der Zellen noch tiefgreifende chemische und zum Teil auch strukturelle Umwandlungen sich vollziehen, die, auch wenn sie, wie wohl anzunehmen ist, unter ständigem Einfluß der Mutterzellen vor sich gehen, doch den Ablauf von Prozessen, die immerhin an Lebensvorgänge erinnern, innerhalb jenes Zellproduktes unwiderleglich beweisen.

Man darf daher wohl die Knorpelgrundsubstanz in demselben Sinne als „lebendig“ bezeichnen, wie etwa eine jugendliche Pflanzenzellmembran, richtiger würde man allerdings vielleicht sagen als „wandlungsfähig“ (plastisch) unter dem Einfluß der lebendigen Substanz der Bildungszellen. Denn man wird es als durchaus fraglich bezeichnen müssen, ob eine fertige kollagene Fibrille oder die verkittende chondromukoïde Zwischensubstanz an und für sich als „lebendig“ gelten dürfen. Die Verhältnisse scheinen mir viel eher vergleichbar den Beziehungen, welche zwischen irgendwelchen Zelleinschlüssen (Stärke, Eiweiß, Fett) und dem umgebenden Protoplasma, als dessen Produkte (Sekrete) jene aufzufassen sind, bestehen. Stärkekörner, Fetttropfen, Eiweißkristalle u. a. sind, auch wenn sie noch im Innern der Bildungszellen liegen, gewiß nicht als lebendig zu bezeichnen, sie können aber unter dem Einfluß des Protoplasmas mannigfache Umwandlungen erfahren und jeden Augenblick in den Stoffwechsel der Zelle einbezogen werden, um vielleicht an anderer Stelle in gleicher oder anderer Form wieder zur Abscheidung zu gelangen. Nicht anders denke ich mir die Wechselwirkung zwischen einer noch wachstumsfähigen (plastischen) jugendlichen Cellulosemembran und dem zugehörigen Plasmakörper. Soweit eine solche „lebendige“ Hülle aus Celluloseteilchen (Membranstoffteilchen) besteht, ist sie ohne jeden Zweifel „tot“; ihr „Leben“ kann nur darauf beruhen, daß entweder, wie sich das Wiesner dachte, in der Membran selbst noch Protoplasma enthalten ist oder daß schon die innige Berührung mit dem lebenden Protoplasten genügt, um sowohl intussusceptionelles Wachstum (örtlich oder allgemein) zu bedingen, sowie auch jene mannigfachen chemischen Veränderungen und Einlagerungen (Inkrustationen) herbeizuführen, die wir so oft im weiteren Verlaufe der Entwicklung beobachten. Es ist gewiß nicht zu bezweifeln, daß auch in solchen Fällen, wo, wie bei gewissen Pollenkörnern, solche Veränderungen in Schichten auftreten, die nicht mehr in direkter Berührung mit dem Plasma der Zelle stehen, es sich doch nicht um ein selbständiges (autonomes) Leben jener Schichten handelt, sondern auch wieder nur um eine Beeinflussung seitens des Protoplasten, einen Stoffverkehr durch andere Schichten hindurch. Von diesem Gesichtspunkt aus gewinnt auch die viel erörterte Frage, ob eine Cellulosemembran oder Chitinhaut durch Abscheidung oder durch Umwandlung von Protoplasma entstanden ist, eine sehr einfache Lösung: soweit eine solche Zellhülle aus den spezifischen Membranstoffen (Cellulose, Chitin) besteht, muß sie unter allen Umständen als ein Absonderungsprodukt gelten, dessen Entstehungsweise sich in Nichts von der Bildung anderer Sekrete unterscheidet. Bildet sich an der Oberfläche einer Zelle gleich von vornherein ein geschlossenes Häutchen, welches nur allein aus den betreffenden Membranstoffen besteht, so handelt es sich natürlich um ein geformtes totes Sekret; werden jedoch die kleinsten Membranteilchen nicht der Zelloberfläche auf-, sondern der äußersten Plasmaschicht eingelagert, dann entsteht der Fall, den man bisher meist als „Umwandlung“ des Plasmas in Membranstoff auffaßte. Es kann dabei natürlich ganz ebenso zur Bildung einer plasmafreien Membran kommen, wie im ersten Fall.

Für noch mehr berechtigt hielt man natürlich die Annahme einer „Umwandlung“, wenn es im Innern einer Plasmamasse entweder allerorts oder lokal beschränkt zur Ausscheidung von Membranstoffen kommt. Man sieht aber leicht, daß es sich in Wahrheit immer um den nämlichen Vorgang handelt, nämlich eine Neubildung der spezifischen Membranstoffe auf Kosten des Plasmas oder aus Material, welches den Zellen von anderswoher zugeführt wird. Das ist aber eben das Charakteristische eines Absonderungsvorganges. Ob dann das Sekret sofort nach außen tritt oder im Innern der Zelle verbleibt, ist nicht weiter wesentlich. Im allgemeinen ist die Zeit, während deren eine Pflanzenzellmembran oder eine Chitinhaut als wachstumsfähig („lebendig“) gelten kann, eine sehr begrenzte, und jede solche Hülle verliert diese Fähigkeit, auch wenn sie in Kontakt mit dem lebenden Plasmakörper bleibt, früher oder später, wie ja auch das Wachstum eines Stärkekornes, wie man es sich auch immer vorstellen möge, eine gewisse unüberschreitbare Grenze hat (im Gegensatz zu dem Wachstum eines Kristalles). Dies ist nun aber bei den tierischen Gewebsformen, von denen hier die Rede ist (Bindesubstanzen), ganz wesentlich anders, wie sie denn auch in anderer Beziehung trotz aller Uebereinstimmung im allgemeinen manches Besondere zeigen.

Durch die Verschiedenheit und Kompliziertheit der chemischen Zusammensetzung, sowie die im chemischen Aufbau sich klar ausprägende nahe Verwandtschaft zu den Eiweißstoffen, deren nächste Abkömmlinge sie darstellen, nehmen die Albuminoïde unter allen anderen Stütz- und Skelettsubstanzen eine Sonderstellung ein und es ist kaum zu bezweifeln, daß gerade der chemische Charakter der betreffenden Stoffe hauptsächlich mitbestimmend war für die mehrfach ausgesprochene Meinung, daß sie in der Ausgestaltung, wie sie sich im Bindegewebe, Knorpel, Knochen etc. finden, nicht tote Zellprodukte darstellen, sondern ebenso wie die Zellen selbst als lebend zu betrachten seien. Als man dann später Fälle kennen lernte, wo anscheinend ohne jede Möglichkeit einer Beeinflussung durch die Bildungszellen Massenvermehrung der Grundsubstanz (Zunahme der Zahl und Länge der Fibrillen in den Chordascheiden), sowie auch chemische und strukturelle Umwandlungen mannigfacher Art in weit von den zugehörigen Zellen abliegenden Schichten (Knorpelgrundsubstanz) stattfinden, schien jene Vorstellung völlig sicher begründet, und so in einem wichtigen prinzipiellen Punkte ein fast vollkommener Gegensatz zwischen den Bindesubstanzen und allen anderen skelettogenen Zellprodukten zu bestehen. Denn was man bis dahin von Lebenserscheinungen an Zellhüllen wahrgenommen hatte, bezog sich nur auf sehr jugendliche Entwicklungsstadien, war also etwas ganz Vorübergehendes. Wenn man aber auf der anderen Seite die überraschende Aehnlichkeit gewisser bindegewebiger Teile mit typischen Cuticularbildungen berücksichtigt, die sich nicht nur in der Struktur, sondern auch in den Beziehungen zu den Bildungszellen äußert, so wird man einer solchen Anschauung kaum beipflichten können. So sagt auch Grobben (25): „Es ist unmöglich, eine scharfe Grenze zwischen den Produkten der Hypodermiszellen und des mesodermalen Bindegewebes festzustellen.“

Wenn es auf den ersten Blick scheinen könnte, als seien die Hauptbestandteile der Bindesubstanzen wegen ihrer den Eiweißkörpern so ähnlichen chemischen Struktur wie diese befähigt, Sitz jener so wechselvollen Vorgänge zu sein oder zu werden, welche wir Leben nennen, so zeigt doch eine nähere Ueberlegung, daß gerade die allernotwendigsten Vorbedingungen dazu fehlen. Eine lebendige Substanz ist als solche vor allem dadurch charakterisiert, daß sie einen Stoffwechsel hat (insbesondere **assimiliert**) und sozusagen in fortwährendem Flusse begriffen ist; ein ununterbrochener Strom von Stoffen ergießt sich, wie es einmal ausgedrückt wurde, durch jedes Teilchen derselben. Leben und Beständigkeit schließen sich aus. Nun sehen wir aber gerade das Gegenteil bei allen Stütz- und Skelettsubstanzen. Sie sind die beständigsten, unwandelbarsten und daher auch widerstandsfähigsten Bestandteile eines Organismus. Gerade diese Eigenschaften sind es ja, die sie in so hohem Maße befähigen, den Zwecken zu dienen, die sie zu erfüllen bestimmt sind. Trotz der großen Aehnlichkeit, die nun speziell die Albuminoïde im chemischen Aufbau mit Eiweißkörpern besitzen, zeigen sie nichts von der großen Labilität und Veränderlichkeit dieser, und erweisen sich selbst gegen die eingreifendsten physikalischen und chemischen Agentien in oft erstaunlichem Grade widerstandsfähig. Es sei nur daran erinnert, daß sie selbst Stoffen gegenüber, die im Lebensgetriebe vielleicht die allerwichtigste Rolle spielen (Fermente), sich oft unangreifbar oder wenigstens sehr schwer angreifbar verhalten. Dies gilt in gleichem von Cellulose, wie Chitin, Kollagen, Elastin etc. Es erscheint daher schon von diesem Gesichtspunkte aus äußerst unwahrscheinlich, daß die spezifischen Bestandteile der Bindesubstanzen, auch wenn sie den Eiweißstoffen chemisch nahestehen, im fertig entwickelten Zustand als „lebendig" im Sinne des Protoplasmas bezeichnet werden können. Nehmen wir die fibrilläre Grundsubstanz des Bindegewebes, wie sie uns etwa in einer Sehne entgegentritt, so zeigt ja schon die äußerst geringe Blutversorgung (wie auch im Knorpel), daß die Stoffwechselvorgänge hier auf ein Minimum reduziert sind und sein müssen, und man wird meiner Ansicht nach weder den leimgebenden Fibrillen noch den mukoïden Zwischensubstanzen (im Knorpel dem Chondromukoïd) Leben in demselben Sinne zuschreiben können, wie den Zellen. Damit soll aber freilich nicht gesagt sein, daß nicht die ständige Wechselbeziehung mit den letzteren eine conditio sine qua non für die Erhaltung der normalen physiologischen Eigenschaften jener Zellprodukte bildet, oder daß sie nicht trotz ihrer großen Widerstandsfähigkeit unter dem Einfluß lebender Zellen tiefgreifende Veränderungen erfahren können. Sehen wir doch auch Cellulose, Kalk, ja sogar Kieselsäure unter solchen Umständen aufgelöst und chemisch verändert werden.

Was nun aber diejenigen Kriterien betrifft, denen man für die schwebende Frage die größte Bedeutung beigemessen hat, das „selbständige" Wachstum und die nachträglichen, d. h. nach der Abscheidung seitens der Bildungszellen erfolgenden chemischen und strukturellen Umwandlungen, so liefern auch sie keinen bindenden Beweis für das „Lebendigsein". Denn es lassen sich erstlich Beziehungen zu lebenden Zellen auch in den Fällen nicht in Abrede stellen, wo sich derartige Veränderungen in größerem Abstande von solchen vollziehen, und andererseits kann weder Massen-

zunahme (Wachstum) noch irgendeine chemische Umlagerung innerhalb eines Zellproduktes für ein selbständiges Leben desselben geltend gemacht werden, da sich diese Veränderungen in den gegebenen Fällen nachweislich immer nur unter dem nicht auszuschließenden Einfluß lebender Zellen vollziehen.

Betrachten wir zunächst die Bildung der kollagenen Fibrillen des gewöhnlichen Bindegewebes, so darf es wohl als höchst wahrscheinlich gelten, daß dieselben, wenn nicht ausschließlich, so doch zum großen Teil außerhalb des Zellkörpers, zunächst allerdings dicht an der Oberfläche desselben, in einem ursprünglich homogenen kolloïdalen Sekret entstehen. Sieht man von der noch fraglichen Beziehung zu den Chondriokonten Meves' ab, so scheint es sich um einen Vorgang zu handeln, der vielleicht die größte Aehnlichkeit mit der Ausscheidung von Fibrinfäden bei der Blutgerinnung besitzt, die wieder lebhaft an Kristallisationsprozesse erinnert. Jedenfalls halte ich es für ausgeschlossen, daß die sicher konstatierte Neubildung von Fibrillen in weiterem Abstande von den Zellen auf lebendige Teilung bereits vorhandener Elemente zu beziehen ist. Dann wird es aber offenbar nur darauf ankommen, daß das erforderliche Bildungsmaterial sich von den Zellen aus in gelöster Form weiterverbreiten kann, und einer solchen Annahme steht meines Erachtens nichts im Wege. Auch Schuberg (75) vertritt, allerdings in ganz anderem Sinne, die Meinung, daß bei dem Wachstum der Bindegewebsfaserbündel im Corium tatsächlich eine „Apposition" in Frage kommt, wobei das Wachstum „nicht auf einem selbständigen Lebensvorgang der kollagenen Elemente selbst beruht, also kein autonomes ist, sondern, daß es der Tätigkeit und Umbildung lebenden, in Zellen organisierten Plasmas seinen Ursprung verdankt. Er macht geltend, daß das Corium auch in frühen Jugendstadien, wo es noch keine „Zellen" einschließt, doch „erhebliche Mengen echten Protoplasmas" enthält, so daß „keine Schwierigkeit besteht, sich ein späteres Wachstum der kollagenen Substanz auf seine Kosten vorzustellen, und daß vor allem nichts dazu zwingt, aus dem Mangel lebenden zelligen Protoplasmas auf ein autonomes Wachstum der Intercellularsubstanz zu schließen". Diese Ansicht deckt sich, wie man sieht, im wesentlichen mit den Vorstellungen, welche Wiesner seinerzeit für die Pflanzenzellmembran zu begründen versuchte. Wenn es nun auch richtig sein mag daß das Corium unter Umständen schon in frühen Entwicklungsstadien Protoplasma in Form von Zellen und Zellausläufern enthält, so ist dies doch anderwärts und namentlich in der Grundsubstanz des Hyalinknorpels sicher nicht der Fall. Da Schuberg die kollagenen Fibrillen „aus größeren membran- oder zweigartigen Zellteilen" hervorgehen läßt, „deren fibrillärer Zerfall schon während der Entstehung selbst durch bestimmte, im wachsenden Organismus vorhandene Zug- und Druckwirkungen mechanisch bedingt wird", so sieht er sich genötigt, solche Plasmafortsätze überall vorauszusetzen. Den besten Gegenbeweis liefert aber gerade die Knorpelgrundsubstanz, von der er allerdings glaubt, „daß in noch wachsenden Teilen mehr lebendes Protoplasma vorhanden ist, als gewöhnlich angenommen zu werden scheint". Da dies aber nicht nur nicht bewiesen, sondern höchst unwahrscheinlich ist, so müssen wir unbedingt voraussetzen, daß zur Erhaltung des Lebens der Zellen gelöste Nährstoffe

die Grundsubstanz fortdauernd durchsetzen, wie dies ja auch für das zellenhaltige Bindegewebe erforderlich scheint und für jedes Pflanzengewebe als selbstverstänelich gilt (auch abgesehen von dem letzterenfalls oft zu beobachtenden plasmatischen Zusammenhang benachbarter Zellkörper). Wenn man verästelte Knorpelzellen häufiger fände, als es wirklich der Fall ist, so würde man wohl kaum daran gedacht haben, der Grundsubstanz ein selbständiges Sonderleben zuzuschreiben. Nun besitzen zwar die Knorpel der Cephalopoden und der Selachier durchweg mehr oder weniger und oft sehr reich verästelte Zellen mit verschiedenartig entwickelten echten Protoplasmaanastomosen, aber in der großen Mehrzahl der Fälle zeigen hyaline Knorpel von Säugetieren, Vögeln, Amphibien etc.

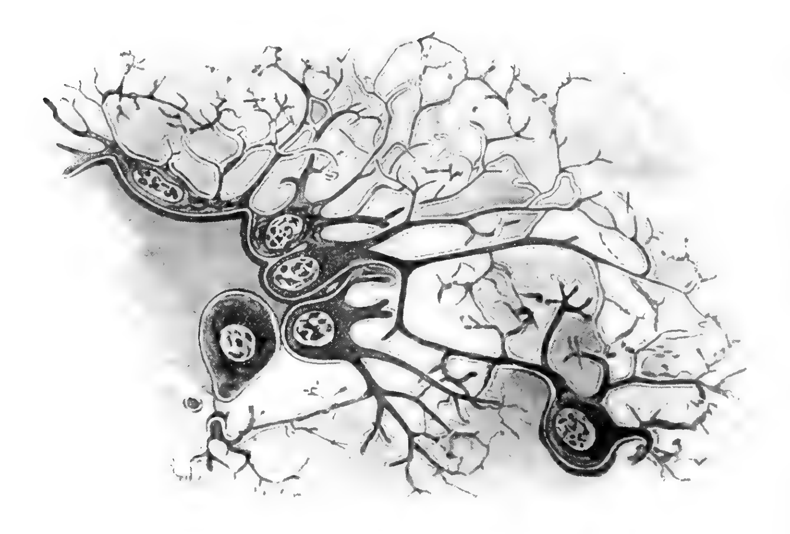


Fig. 272. Reich verästelte und anastomosierende Knorpelzellen aus dem Gelenkknorpel eines Kalbes (Tarsus). (Nach Hansen.)

ziemlich einfach geformte Zellen ohne Fortsätze. Dennoch sind solche verzweigte Formen auch hier sicher nachgewiesen. Bei Säugetieren kann man namentlich im Gelenkknorpel größerer Tiere sehr schön verästelte und reich anastomosierende Zellen antreffen (Fig. 272). Sehr eingehend hat Hammar (27) solche beschrieben. Sie finden sich besonders an der Oberfläche mancher Gelenkknorpel, sowie gegen den Ansatz der Synovialhaut hin und sind entweder kapselfrei oder die Kapseln umgreifen nur den Zelleib, oder endlich kann die kapselartige Hülle auch die Fortsätze selbst umkleiden (vgl. Lubosch, l. c. p. 12). Da es sich aber in allen diesen Fällen um Ausnahmen handelt, so müssen notwendig andere Bahnen gegeben sein, durch deren Vermittelung sich der unbedingt vorauszusetzende Stoffaustausch zwischen Zellen und Grundsubstanz vollzieht. Es handelt sich hier um eine sehr häufig diskutierte Frage, über die eine sehr große Literatur existiert. Ohne hier auf Einzelheiten einzugehen, begnüge ich mich, die kurze Skizze der Ernährung des Knorpels wiederzugeben, welche sich in dem schon

öfters zitierten Buche von LUBOSCH (l. c.) findet. „Blutgefäße dringen nur in seltenen Fällen und zwar von der Knochenseite aus in kurzen Schlingen in den Gelenkknorpel ein (BUBNOFF, 6). Die Annahme der Existenz besonders begrenzter Saftkanäle im Knorpel selber ist nach den Angaben von ARNOLD (3), GERLACH (24), WOLTERS (167), KOLSTER (38), SPRONCK (85), CZERMAK (12), VAN DER STRICHT (88), HAMMAR (l. c.), STUDNIČKA (l. c.) wohl nunmehr als unzulässig zu bezeichnen. Nach allen diesen Autoren verbreitet sich die Ernährungsflüssigkeit innerhalb der Bündel leimgebender Fibrillen der Grundsubstanz. Bevorzugt von der Saftströmung scheinen die derberen Balken (MÖRNERsche Trabekel, HANSENS acidophile Stränge). ARNOLD, der die Verbreitung der Ernährungsflüssigkeit im Femurkopf des Frosches, im Proc. xiphoideus des Kaninchens und im Ohrknorpel von Hund und Kaninchen untersuchte, fand, daß indigschwefelsaures Natron in der Grundsubstanz bald streifig, bald körnig, bald netzig zur Abscheidung gelangt; dies hängt von der Architektur der Grundsubstanz ab. Vom Perichondrium dringen die Säfte, den Interfibrillärspalten folgend, vor und durch die Kapseln hindurch radiär zu den Zellen. Es liegt nach ARNOLD hier eine völlige Uebereinstimmung mit dem Säftestrom im Bindegewebe vor. Bemerkenswert ist, daß die tiefsten Lagen des Gelenkknorpels die reichlichsten Abscheidungen des Injektionsmittels aufweisen, und es tritt demnach die Tiefe des Gelenkknorpels als stärker wachsender und besser ernährter Bezirk zu seiner Oberfläche in Gegensatz. Als ableitende Ernährungsbahn bestehen Lymphspalten von den tiefsten Lagen des Knorpels zum Perichondrium, Periost, sowie den dort ansetzenden Sehnen."

HANSEN (l. c.) hegt allerdings Bedenken, ob die Bilder ARNOLDS wirklich den Saftbahnen entsprechen. Er hält es auch für unwahrscheinlich, „daß der Saftwechsel in den Bindegewebsfibrillen vorgeht (das hat aber ARNOLD auch nicht behauptet, B.), aller Wahrscheinlichkeit nach hingegen in der interfibrillären, amorphen Kittsubstanz und am leichtesten natürlich, wo diese am weichsten und reichlichst vorhanden ist und wo es die wenigsten Bindegewebsfibrillen gibt. Man kann sich ferner sehr wohl denken, daß der Stoffwechsel zu gegebener Zeit auch vorzugsweise auf gewissen, nicht scharf abgegrenzten Wegen stattfände; was speziell die Zellen betrifft, so ist es, wenn diese einigermaßen rundlich oder unverästelt sind, ganz gut denkbar, daß der Saftwechsel zu und aus den Zellen mehr oder weniger radiär verläuft". Jedenfalls darf behauptet werden, „daß eigens abgegrenzte Saftbahnen (wie sie allem Anschein nach in der Cuticula der Ascariden existieren, B.) im Knorpel bisher nicht nachgewiesen sind, und daß die ganze Struktur desselben vorläufig sehr wohl die Annahme gestattet, daß der Saftwechsel in den meisten typischen Hyalinknorpeln, wenigstens wesentlich, mehr oder weniger diffus durch die interfibrilläre Kittsubstanz hindurch stattfindet" (HANSEN).

Auch BÜTSCHLI (11) ist der Ansicht, daß der Flüssigkeitsaustausch in der Grundsubstanz lediglich auf dem Wege der Diffusion ohne besondere Leitungsbahnen geschehe. Da die, wie er glaubt, durchaus wabig gebaute Grundsubstanz „sich ganz wie ein gequollener Körper verhält, so ist sie auch für eine derartige Bewegung von Flüssigkeiten und des von ihnen Gelösten eingerichtet". Er weist

darauf hin, daß die Zeichnungen, welche Arnold (l. c.) nach Injektion von Indigkarmin in der Grundsubstanz des Knorpels auftreten sah, „sehr denen gleichen, welche sich als die Struktur der Grundsubstanz durch Austrocknung ergaben". Dagegen hält es Bütschli für sehr unwahrscheinlich, daß geformte feste Teilchen in die Grundsubstanz einzudringen vermögen, wenn dies auch mehrfach behauptet wurde. Er brachte lufterfüllte, im Vakuum eingetrocknete Knorpelstückchen in angeriebene chinesische Tusche, fand aber dann nie auch nur eine Spur der außerordentlich feinen Partikel in den Wabenräumen. Retterer (61) brachte an lebenden Kaninchen und jungen Kätzchen einen mit Methylenblau getränkten Wattebausch auf bloßgelegte Rippenknorpel. Die Untersuchung erfolgte an dünnen Schnitten nach 3—26 Stunden. Es ergab sich, daß der Farbstoff in ganz diffuser Weise ins Innere des Knorpels eindringt und hier vornehmlich die Kapseln und die chromatische Substanz der Kerne färbt. Weder frisch noch fixiert ließen sich besondere Bahnen nachweisen, auf welchen die Verbreitung des Farbstoffes erfolgt.

Es ist in diesem Zusammenhang nicht ohne Interesse, daß Bütschli aus dem hyalinen Rippenknorpel (Kalb) eine Flüssigkeit auspressen konnte (er erhielt günstigen Falles aus 13,5 g Knorpel 2,9 g), die er als Inhalt der von ihm angenommenen Wabenräume auffaßte. Dieselbe filtrierte leicht, war etwas trübe, opalisierend schwach gelblich und gab weder beim Kochen noch bei schwachem Ansäuren eine Ausscheidung. Mit Millons Reagens entstand eine schwach orange Färbung. Alkohol im Ueberschuß erzeugte eine reichlich weißflockige Fällung. Auch Essigsäure im Ueberschuß lieferte beim Kochen einen flockigen Niederschlag, ebenso HNO_3. Der letzere war im Ueberschuß der Säure in der Kälte wieder löslich. Die Wasserlösung der Alkoholfällung ergab mit Millons Reagens schwach rosenrote Färbung.

Wie nun auch immer die Weiterleitung gelöster Stoffe in der Grundsubstanz des Knorpels erfolgen möge, jedenfalls werden die Bahnen, auf welchen sie zu den Zellen hingelangen, dieselben sein, wie diejenigen, auf denen sich umgekehrt Stoffe (Sekrete) von den Zellen aus weiter verbreiten und so zu einer Massenzunahme der Grundsubstanz (Intercellularsubstanz) durch intussuszeptionelles Wachstum führen. Die Knorpelgrundsubstanz ist vielleicht das geeigneteste Objekt, um die große Bedeutung dieses Wachstumsmodus zu erkennen, denn hier setzen sich die auf diesem Wege hervorgebrachten Veränderungen während einer ungleich längeren Zeit fort, als etwa bei Pflanzenzellmembranen. Sobald eine Pflanzenzelle die ihr naturgemäß zukommende Größe erreicht hat, erlischt auch das Flächenwachstum ihrer Hülle, und alle weiteren Veränderungen beschränken sich nunmehr auf die Ablagerung von Verdickungsschichten durch appositionelles Wachstum. Die Zellen teilen sich dann nicht mehr weiter, und ihr gegenseitiger Abstand bleibt von nun an unverändert, nur die Zellhöhle wird bei stärkerer Verdickung zunehmend kleiner.

Ganz anders liegen die Verhältnisse beim Knorpel. Hier dauert die Zellvermehrung sehr lange fort, während gleichzeitig der jeder einzelnen Zelle zugehörige Bezirk der Grund- oder Zwischensubstanz, der in jedem Sinne der Pflanzenzellmembran entspricht, fortdauernd an Masse zunimmt (wächst). „Die Zellen behalten im großen und

ganzen die gleiche Größe bei, rücken aber immer weiter auseinander, je mehr Zwischensubstanz zur Ausbildung kommt. In den jugendlichen Stützgeweben liegen daher die Zellen näher nebeneinander und dominieren vor der Intercellularsubstanz (Hüllsubstanz); in den älteren entfernen sie sich weiter voneinander und treten gegenüber der letzteren mehr und mehr zurück" (FÜRBRINGER). Man muß sich klar machen, daß es sich bei diesem „interstitiellen" Wachstum nicht bloß um eine Massenzunahme durch Intussuszeption, sondern gleichzeitig auch immer um eine solche durch Apposition handelt. Indem sich fortwährend neue Teilchen zwischen die bereits vorhandenen, in der ganzen Dicke der Schicht eingliedern, behalten die Hohlräume (Knorpelhöhlen), in welchen die Protoplasten eingeschlossen liegen, doch die gleichen Dimensionen bei, indem auch von innen her in gleichem Maße immer neue Hüllsubstanz angelagert wird, ein Vorgang, der in der oft so deutlichen Schichtung der einzelnen „Territorien" der Grundsubstanz zum morphologischen Ausdruck kommt.

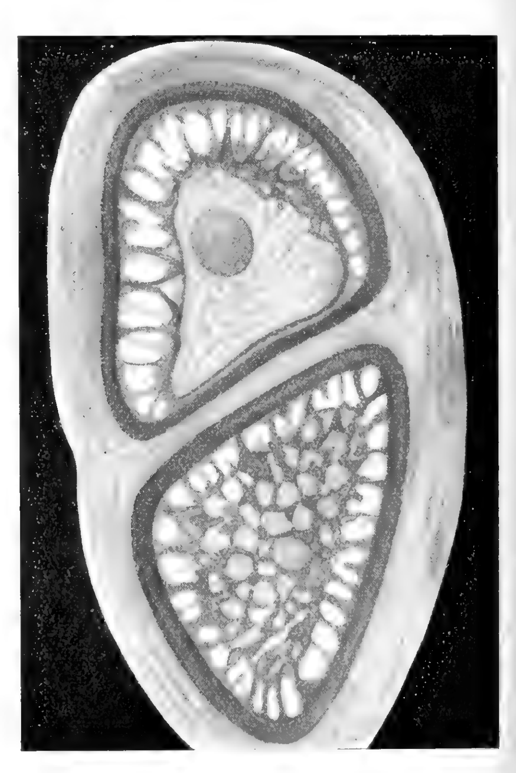
Es ist von großem Interesse, daß die „Kapsel", welche jeweils als jüngste Verdickungsschicht aufzufassen ist, in manchen Fällen einen feineren Bau erkennen läßt, der durchaus dem einer ganz jungen, eben erst angelegten pflanzlichen Cellulosemembran zu entsprechen scheint. Am harten Knorpel von *Myxine* stellt die Kapsel, wenn sie ganz isoliert gefärbt hervortritt, nach SCHAFFER (l. c.) „einen anscheinend ganz glatten, ziemlich gleichmäßigen Saum von sehr geringer Dicke (0,8 bis 1,0 μ) um die ganze Zellhöhle dar. Bei jenen Färbungen, welche außer der Kapsel auch das Zellprotoplasma stark färben (Kongorot, Methylblau), erscheint die Kapsel gegen die Zelloberfläche körnig. Diese Körnchen sind ungemein klein und nur bei scharfer Färbung und starker Vergrößerung als eine regelmäßig angeordnete Mikrosomenlage erkennbar; wie Stellen, an denen die Zelle von der Wand sich zurückgezogen hat, zeigen, hängt sie fest mit der Kapsel zusammen. Manchmal erscheinen diese Körnchen kurz stäbchenförmig und radiär zur Zelloberfläche gestellt. Bei rascher Färbung mit Pikrofuchsin sieht man diese Mikrosomenlage oft allein gefärbt als feinsten roten Saum an der Oberfläche des Zellkörpers hervortreten" (SCHAFFER). Nach HANSEN (l. c.) läßt sich an der Kapsel des Hyalinknorpels höherer Wirbeltiere oft eine Zusammensetzung aus zwei nach Zusatz gewisser Reagentien (Jodjodkaliumlösung) deutlich unterscheidbaren Schichten nachweisen. Bringt man die Zellen zum Schrumpfen (Alkohol, Sublimat u. a), so spannen sich häufig zwischen Zelloberfläche und innerer Grenzfläche der Grundsubstanz zarte radiäre Fädchen („Stacheln") aus, die in verschiedener Weise gedeutet wurden.

Schon LEYDIG (41a) hat angegeben, daß an den Zellen des Hyalinknorpels von *Salamandra maculata* bisweilen innerhalb eines Spaltraumes, der sich zwischen Zellkörper und Kapsel gebildet hatte, von jenem „feine Spitzen" ausgehen, „die man wohl für Anfänge zartester Fäden nehmen darf, welche Poren der Kapsel durchdringen mögen; von den Poren vermag man meist nur die Anfänge in Gestalt zarter Einkerbungsstrichelchen dort zu unterscheiden, wo die Kapsel in die hyaline Zwischensubstanz des Knorpels übergeht; man muß sich be-

gnügen, die Porenkanäle durch die Dicke der Kapselwand verfolgen zu können".

Hansen ist der Meinung, daß zwischen Zelle und Grundsubstanz eine „weiche Grenzschicht" existiert, die sowohl Chondromukoïd, wie auch feinste kollagene Fibrillen enthält und bei der Retraktion der Zelle zu Fasern ausgezogen wird. Er fand die „Stacheln" stark basophil, wie die innerste Schicht der Grundsubstanz und die äußerste Schicht der retrahierten Zelle, selbst wenn die übrigen Teile der letzteren stark acidophil sich verhalten (Fig. 273). Jeder solche „Stachel" beginnt an der äußeren Seite der Zelle mit kegelförmiger Basis, verjüngt sich dann, um auch an der Wand der Knorpelhöhle mit einem kleinen Kegel zu enden, dessen Basis derselben zugekehrt ist und mit ihr zusammenfließt. In Wirklichkeit sollen die Stacheln nur die optischen Durchschnitte der Wände eines „Kammer- oder Wabenwerkes" sein, dessen Zwischenräume mit einer aus der schrumpfenden Zelle ausgepreßten Masse erfüllt seien, die bald mehr wässerig, bald





a b

Fig. 273. a Schnitt aus der Mitte eines Carpalknorpels von *Triton*. 2 Zellen zeigen sehr deutliche „Stacheln". b 2 Knorpelzellen aus dem Cartilago thyreoïdea der Katze. Man sieht wie die „Stacheln" (Verbindungsfäden) der Zellen in Wirklichkeit einem Kammerwerk entsprechen (vgl. Text). Oben ist ein optischer Durchschnitt gezeichnet und die Zelle haftet noch an der Scheidewand zwischen den „Knorpelhöhlen". Unten sieht man bei Einstellung auf die Oberfläche die Maschen des Kammerwerkes. (Nach Hansen.)

fester sein kann. Mitunter ist sie sehr stark chondroïtinschwefelsäurehaltig, manchmal aber auch nur wenig. „Ist die Substanz sehr wässerig, so ist sie oft gar nicht zu gewahren, in vielen Fällen wohl auch, weil die Stacheln die festeren, von den Zellen ausgeschiedenen Substanzen gerade absorbieren und sich zum Teil aus denselben bilden, während das Wasser im Zwischenraume zurückbleibt. Die von Neumann erwähnte pericellulare Substanz ist in einigen Fällen wirklich von der lebenden Zelle ausgesondert worden; in den meisten anderen Fällen ist die pericelluläre Substanz oder der pericelluläre Raum ein künstliches Produkt“ (Hansen). Bei Untersuchung älterer Knorpel (Laryngo-Trachealknorpel von älteren Kälbern oder namentlich ausgewachsener Ochsen) vermochte Hansen auch in lebensfrischem Zustande zu konstatieren, „daß um einige Knorpelzellen oder in diesen (namentlich in der peripheren Schicht) oder an einem Teil ihrer Oberfläche albumoïde Massen oder Körnchen in einem Maschen- oder Kammerwerk abgelagert waren“.

Wenn man diese Erfahrungen unbefangen betrachtet, so wird man kaum zweifeln können, daß alle wesentlichen Bestandteile der Knorpelgrundsubstanz von den Zellen gebildet werden und an der Oberfläche derselben zur Ausscheidung gelangen, ganz ähnlich, wie man sich dies auch bei der Bildung einer Pflanzenzellmembran vorstellen muß. Doch liegen letzterenfalls die Verhältnisse wesentlich einfacher, denn in den meisten Fällen wachsen hier Verdickungsschichten ausschließlich durch Apposition, und nur ausnahmsweise (z. B. bei manchen Pollenkörnern) sehen wir solche nicht nur in die Dicke, sondern auch noch (durch Intussusception) in die Fläche wachsen, wenn sie durch eine jüngere Schicht vom Protoplasten getrennt sind und daher mit demselben nicht mehr in direktem Wechselverkehr stehen. Dies ist aber für die Knorpelgrundsubstanz gerade das Charakteristische. Es unterliegt für mich keinem Zweifel, daß, wie das appositionelle Wachstum, so auch die Massenzunahme in Teilen der Grundsubstanz, die nicht mehr mit den Zellen in unmittelbarer Berührung stehen, auf Abscheidung des betreffenden Bildungsmaterials seitens der letzteren beruht und nicht etwa auf einer autochthonen Entstehung innerhalb der Zwischensubstanz selbst. Das hat natürlich zur Voraussetzung, daß die betreffenden Stoffe in gelöster Form die Grundsubstanz zu durchdringen im stande sind. Wenn dies schon auf Grund der zahlreichen Untersuchungen über die „Saftbahnen“ nicht wohl bezweifelt werden kann, so liegen auch gerade mit Rücksicht auf die spezifischen Knorpelbestandteile interessante Erfahrungen von Schaffer (l. c.) vor; auch hat derselbe Beobachter experimentell gezeigt, daß eine in ihrer Konsistenz und sonstigen physikalischen Beschaffenheit der Grundsubstanz des Hyalinknorpels vergleichbare Substanz wie das amorphe, schnittfähige, in 80-proz. Alkohol erstarrte Celloïdin außer für Alkohol, auch für Wasser, Säuren und Salzlösungen ohne weiteres in jeder Richtung durchdringbar ist, ohne dabei irgendwelche wahrnehmbare Veränderungen zu erleiden (Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie, Bd. 19, 1902, p. 462). Im Knorpel kommt aber noch die besondere (fibrilläre) Struktur als vielleicht fördernder Umstand hinzu. Bei einigen Exemplaren von *Myxine* erhielt Schaffer im hinteren Abschnitt des harten Zungen-

beinknorpels Bilder, welche geeignet scheinen, „die feineren Vorgänge bei der chondromukoïden Metamorphose der Zellhöfe und besonders auch die Rolle, welche die Knorpelzellen dabei spielen, in überraschender Weise zu beleuchten“. Daß es sich dabei um Rück- und Umbildungserscheinungen handelt, ist für die vorliegende Frage nicht von wesentlichem Belang. Es finden sich an dem genannten Objekt einzelne Zellen, welche in „chondromukoïder Umwandlung“ begriffen sind, indem sich innerhalb des Plasmakörpers Körnchen ausscheiden, welche schließlich (wie etwa die Mucigengranula einer Speichelzelle) die ganze Zelle erfüllen und sich durch ihr färberisches Verhalten als basophil (chondroïtinschwefelsäurehaltig) erweisen.

„Differenziert man einen in wässeriger Safraninlösung (1 Proz. durch mehrere Stunden) gefärbten Schnitt längere Zeit in mit Essigsäure angesäuertem Wasser, so entfärbt er sich ganz bis auf die in chondromukoïder Metamorphose befindlichen Zellen. Diese zeigen eine violette, metachromatische Färbung. Untersucht man solche Schnitte in Glyzerinwasser, so zeigt ein Teil der metamorphosierten Zellen scharfe und anscheinend homogene Kapseln, welche vollkommen von der körnigen Masse ausgefüllt werden. Andere jedoch lassen körnige, an Pseudopodien erinnernde Fortsätze erkennen, welche in großer Zahl die Kapsel ihrer ganzen Dicke nach durch-

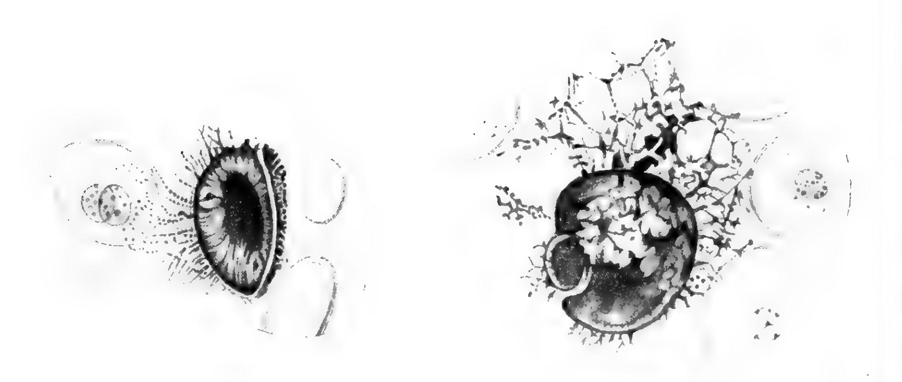


Fig. 274. *Myxine*. Zungenbeinknorpel. Zellen in chondromukoïder Umwandlung begriffen. (Färbung mit Methylenblau. (Nach Schaffer.)

setzen und über dieselbe hinaus noch in den Zellhof zu verfolgen sind. Hier lösen sie sich oft in einzelne oder zu Ketten lose vereinigte Körner oder Tröpfchen auf. Während in den Anfangsstadien diese körnigen Fäden die Kapsel nur um weniges überschreiten, findet man sie später, oft einseitig, das ganze Zellterritorium durchsetzen und bis an die begrenzende interterritoriale Substanz reichen. Dabei verbinden sie sich zu knotigen Netzen“ (Fig. 274). Die Bilder machen vielfach den Eindruck, „als ob ein Ausströmen der chondromukoïden Substanz unter einem im Innern der Zellhöhle herrschenden gesteigerten Druck stattfände“. Wie dem auch sein mag, jedenfalls kann man nicht zweifeln, daß gelöste Stoffe, welche als Bestandteile der Grundsubstanz bekannt sind, von den Zellen aus in dieselbe ein-

dringen und so interstitielles Wachstum bewirken können. In Fällen, wie den eben erwähnten, wo chondromukoïde Substanz im Innern des Plasmakörpers einer Knorpelzelle in abnormer Weise zu so massenhafter Ausscheidung gelangt, kommt es dann in der Regel zum vollständigen Untergang derselben oder besser gesagt, zu einem völligen Aufgehen der Zelle in der umgebenden Grundsubstanz. Dies kann nun in verschiedener Weise geschehen. „Einmal kann man sehen, daß die basophilen Territorien samt ihren Zellresten, durch den Wachstumsdruck der umgebenden ,normalen Zellgebiete eingeengt, kleiner werden, so daß sie wie zwickelartige Verbreiterungen der interterritorialen Scheidewände erscheinen. Die chondromukoïden Massen der Zellreste werden ebenfalls kleiner, wie es scheint, durch allmähliche Umwandlung in Grundsubstanz, doch bewahren sie eine Zeitlang ihre rundliche Form innerhalb des basophilen Zellhofes oder Zwickels." .... „Die in chondromukoïde Masse umgewandelten Zellen können aber auch noch eine ganze andere Metamorphose erleiden, welche deshalb von besonderem Interesse ist, weil sie zeigt, daß im Knorpel amorphe, von Zellen gelieferte, aber auch durch Auflösung von Grundsubstanz entstandene Massen einer selbständigen (?) Weiterentwicklung und mikrochemischen Umwandlung fähig sind. Die chondromukoïden Körnchen oder Tröpfchen beginnen innerhalb der Zellhöhle oder wenn auch die Kapsel und der Zellhof verflüssigt waren, innerhalb des alten Zellhofes zu größeren Kügelchen und aus solchen zusammengesetzten Balken zusammenzufließen. Diese Kügelchen nehmen an Größe und Zahl immer mehr zu, bis sie zuletzt nur mehr von dünnen Oberflächenschichten chondromukoïder (d. h. mit basischen Farbstoffen färbbarer) Substanz getrennt sind, während die Kügelchen selbst ihren chondromukoïden Charakter verlieren und allmählich Färbbarkeit und Aussehen der harten oxyphilen Grundsubstanz annehmen." (Schaffer.)

Dafür, daß auch normalerweise die chondroïtinschwefelsäurehaltigen Substanzen den Zellen entstammen und von diesen her in die Grundsubstanz gelangen, spricht schon der Umstand, daß die Basophilie in der nächsten Umgebung der Zellen immer am stärksten entwickelt erscheint und von hier aus nach außen abnimmt. Nach Hansen wird die basophile, chondroïtinschwefelsäurehaltige Substanz an der ganzen Oberfläche der Zelle abgeschieden. „In anderen Fällen bildet sie sich oder wird abgeschieden in napf- und becherförmige Aushöhlungen der Zellen, auch in kleineren oder größeren Vakuolen, welche später bersten. Oft, aber nicht immer, ist die basophile Substanz mit mehr oder weniger maskiertem Kollagen untermischt. Die Bilder, welche man dann von den Zellen erhält, haben gelegentlich nicht geringe Aehnlichkeit mit Sekretionsbildern. Ein großer Teil der Chondroïtinschwefelsäure bildet sich, wie bewiesen werden kann, in den Zellen und kann darin durch Färbung nachgewiesen werden." Hansen faßt auch die Möglichkeit einer extracellularen Entstehung in der Grundsubstanz selbst ins Auge, gibt aber zu, daß ein direkter Beweis schwer zu führen ist, da immer die Möglichkeit besteht, „daß die Chondroïtinschwefelsäure aus den Zellen in die Grundsubstanz durch Diffusion sich verbreitet hat".

Außerordentlich interessante Beobachtungen verdanken wir Hansen auch über die „Absonderung" von Kollagen in Form von Fibrillen seitens der Knorpelzellen. Sie zeigen nach meiner

Ansicht ganz klar, daß es sich auch hier nicht um eine Umwandlung von Protoplasma in fibrilläre Substanz, sondern um einen typischen Sekretionsprozeß handelt. Im einfachsten Falle (besonders beim fötalen und embryonalen Hyalinknorpel) „scheidet die Knorpelzelle an ihrer ganzen Oberfläche oder einem größeren Teil derselben eine basophile chondromukoïde Grundsubstanz aus, welche total maskiertes Kollagen enthält. Dieses findet sich, wenigstens zum großen Teil gleich anfangs (dicht an der Zelloberfläche) in Form von äußerst feinen Fibrillen, die mehr weniger konzentrisch mit der ungefähren Begrenzung der Zelle oder Zellgruppe laufen". Einige dieser Fibrillen sah Hansen „aus wie Kollagen reagierenden feinen Körnern sich bilden, aber für die Mehrzahl der Fibrillen ist in diesem Falle ein körniges Vorstadium nicht nachzuweisen". Er hält es übrigens für höchst wahrscheinlich, daß ein Teil des Kollagens in der Knorpelgrundsubstanz in mehr amorpher Form auftritt und erst später sich in Fibrillen differenziert, wofür er im Sinne v. Ebners Zug- und Druckwirkungen geltend machen möchte.

Ein zweiter eigentümlicher Modus der Kollagenbildung im Knorpel ist nach Hansen dadurch charakterisiert, daß ziemlich starre, gewöhnlich kurze (seltener längere), relativ dicke, gerade oder schwach gekrümmte, in der Regel zugespitzte Fibrillen gebildet werden. Dieser Modus ist außerordentlich verbreitet und läßt sich besonders schön in Kehlkopf- und Trachealknorpeln größerer Säugetiere beobachten. Die „kurzen starren Fibrillen" werden zum großen Teil „gleich als solche durch eine Art von Auskristallisation angelegt in vielerlei verschiedener Anordnung, vereinzelt, mehrere oder weniger zusammen unmittelbar an der Oberfläche der Zellen, einen größeren oder kleineren Teil derselben bedeckend, oft wie einen kollagenen Fibrillenmantel um sie bildend (Fig. 275a). Die Anordnung dieser Fibrillen ist verschieden, regelmäßig, oft parallel oder mehr divergierend oder ganz filzartig unregelmäßig. Sie liegen fast immer in einer mehr oder weniger reichlichen Menge basophiler ‚hyaliner', oft maskiertes Kollagen enthaltenden Grundsubstanz. Sehr häufig ist ihre Bildung durch eine gewisse Periodizität charakterisiert, indem Schichten von kollagenen Fibrillen und Schichten basophiler (hyaliner) Grundsubstanz abwechselnd von einer und derselben Zelle abgeschieden werden (Fig. 275a); auch von zwei oder mehreren Zellen im Vereine können solche Schichten abgesetzt werden (Fig. 275b), auch sieht man, daß die äußerste Schicht der dicken starren Fibrillen im Begriffe ist, in die gewöhnlich dünneren Fibrillen der Knorpelgrundsubstanz überzugehen. Aber auch in napf- oder becherförmigen Vertiefungen der Zellen können sich Fibrillen ausscheiden, bisweilen in morgensternähnlichen Formen oder als rundliche Ballen von einem Filz kurzer dicker Fibrillen in basophile Substanz eingelagert (Fig. 275c). Ja die Fibrillen können ganz innerhalb des Zellkörpers in echten, geschlossenen Vakuolen angelegt werden, oft mit hyaliner basophiler Grundsubstanz untermischt (Fig. 275d); hiernach bersten diese Vakuolen an der Oberfläche, während der Inhalt langsam ausgestoßen wird (Fig. 275e). Kurz, es gibt eine überaus große Variation in den Bildern, welche man bei diesem Modus der Kollagenbildung im hyalinen Knorpel findet. Als ein in theoretischer Beziehung wichtiges Verhältnis ist noch zu erwähnen, daß man nicht selten Knorpelzellen findet, welche unter Schwund des Kernes sich ganz oder fast ganz in einen

Haufen von kurzen kollagenen Fibrillen verwandelt haben, welche später voneinander rücken und in die Knorpelsubstanz aufgehen".

„In welcher Weise nun auch die Fibrillen gebildet worden sind, nach und nach geht, indem der Knorpel wächst, eine Umlagerung derselben vor sich, sie rücken von der Bildungsstelle mehr weniger weg. Selbst wachsen die Fibrillen auch, oder die dickeren spalten sich in dünnere, welche wiederum wachsen oder mit ihren freien Enden je zwei und zwei verschmelzen müssen, und so länger werden etc. So ordnen sie sich nach und nach um und schließen sich den

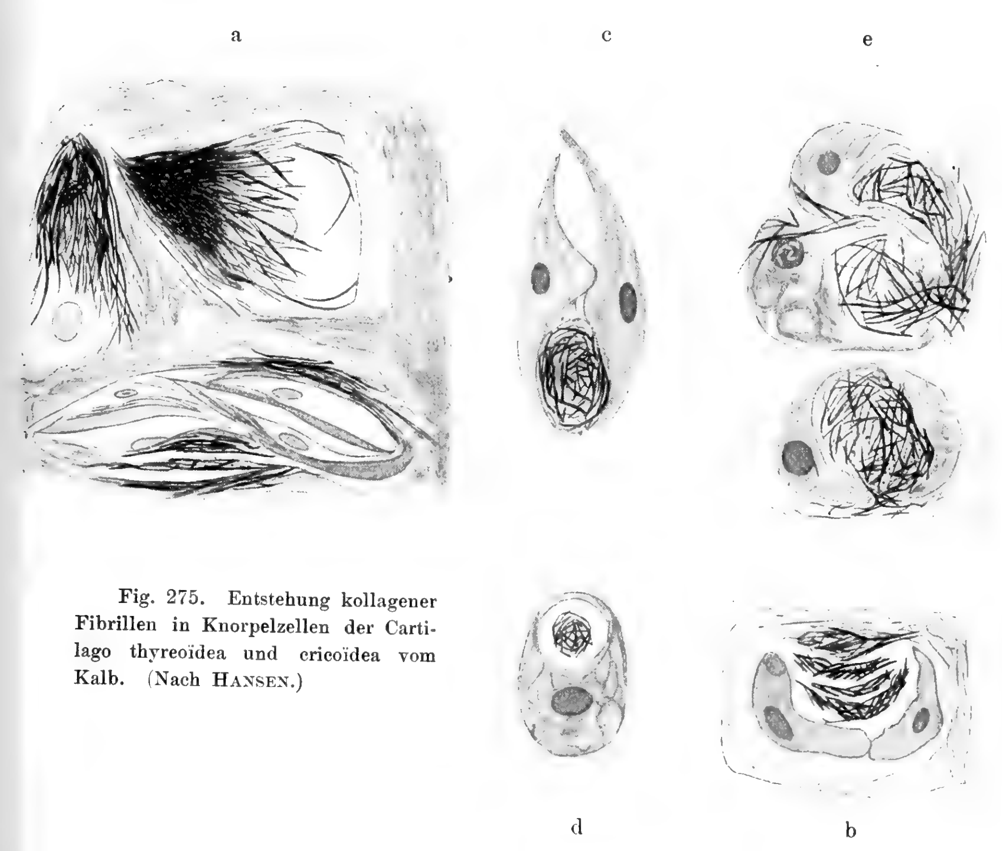


Fig. 275. Entstehung kollagener Fibrillen in Knorpelzellen der Cartilago thyreoïdea und cricoïdea vom Kalb. (Nach HANSEN.)

in dem betreffenden Bezirke der Knorpelgrundsubstanz vorherrschenden Hauptrichtungen der Fibrillen an." (HANSEN.)

Ob sich die „Umlagerung" der Fibrillen innerhalb der Grundsubstanz wirklich in der von HANSEN geschilderten Weise vollzieht, dürfte in Hinblick auf die Unsicherheit, mit welcher alle derartigen Schlußfolgerungen auf Grund der Untersuchung von Schnittpräparaten naturgemäß behaftet sind, noch zweifelhaft sein. Das schmälert aber in keiner Weise die Wichtigkeit der Feststellung, *daß kollagene Fibrillen durch einen typischen Sekretionsvorgang erzeugt werden können.* Da es wohl als sicher gelten darf, daß nicht *alle* Fibrillen von den Knorpelzellen gebildet (ausgeschieden) werden, sondern im weiteren Verlauf des Wachstums der Grund-

substanz auch autochthon innerhalb der letzteren entstehen, so erhebt sich die Frage, wie dies geschieht und welche Rolle die Zellen dabei spielen. Da auch bei der intra- bzw. epicellularen Entstehung der Fibrillen das Bildungsmaterial wohl immer zunächst als kolloïdale „Lösung“ abgeschieden wird, aus der dann erst die festen Gebilde vielleicht „durch eine Art von Kristallisation“ sich differenzieren, so dürfte es als das Wahrscheinlichste zu bezeichnen sein, daß auch die interstitielle Fibrillenbildung in derselben Weise erfolgt, wie die intra- oder epicellulare, d. h. durch Ausscheidung aus einer von den Zellen gelieferten und in der Grundsubstanz sich verbreitenden „kollagenen“ Lösung. Die Beobachtungen Hansens scheinen durchaus zugunsten einer solchen Auffassung zu sprechen:

„Auch anscheinend ganz unabhängig und entfernt von den Zellen entstehen die genannten starren Fibrillen in der Grundsubstanz. So z. B. die ‚Asbestfibrillen‘, welche von den echten dünnen Knorpelfibrillen nicht scharf getrennt werden dürfen und andere, die oft gerade zuerst in größeren, gleich von Anfang an zellfreien Strecken hyaliner Grundsubstanz auftreten. Hier wird man über die Aehnlichkeit mit einer Auskristallisation von feinen spitzen Kristallnadeln oft betroffen.“ Hansen gibt ferner an, daß sich „an vielen Stellen in der Knorpelgrundsubstanz, aber ungleich verbreitet in den verschiedenen Knorpeln und bei verschiedenen Tierspecies, echte extracellulare Centra der Fibrillenbildung (‚fibrillogene Sterne‘) finden. Diese bestehen aus Albumoïd, das teils feinkörnig, teils amorph, teils in feinsten Körnerreihen oder mehr faseriger Form vorhanden ist und als längere, oft verzweigte und anastomosierende Ausläufer vom Zentrum ausstrahlen. Nach und nach gehen sie in Fibrillen über, die anfangs wie Albumoïd reagieren, aber hernach die Reaktionen und Färbung des Bindegewebes bekommen und zu echten Knorpelfibrillen werden.“ Es muß bemerkt werden, daß, obschon die geschilderten Strukturen „teilweise zu den allerfeinsten gehören und die genaueste Berücksichtigung aller mikroskopischen und optischen Hilfsmittel verlangen“, sie doch auch am noch lebenden Knorpel wahrgenommen werden können.

Aus früher Gesagtem geht ohne weiteres hervor, daß die Ausscheidung chondromukoïder und kollagener Substanz durchaus nicht immer gleichzeitig und in gleichem Maße erfolgt, sondern oft periodisch stattfindet, wie das ja auch sonst so häufig bei skelettogenen Zellen zu beobachten ist und wofür schon zahlreiche Beispiele genannt wurden. In solchen Fällen erscheinen dann in den Territorien um die Knorpelzellen die Fibrillen zonenweise geschichtet. Im typischen Hyalinknorpel handelt es sich allerdings in der Regel um eine äußerst innige Mischung der beiden Bestandteile der Grundsubstanz. Dagegen findet man im Bindegewebsknorpel (z. B. Discus intervertebralis) zwischen Bindegewebsbündeln „wirklich amorphe Massen chondroïtinschwefelsäurehaltiger Grundsubstanz, die nur relativ wenig oder gar kein Bindegewebe (Kollagen) enthalten“ (Hansen.) Andererseits gibt es Stellen, an denen dauernd die Abscheidung von Chondromukoïd zu fehlen scheint. So an den Gelenkknorpeln unter dem Perichondrium und besonders auch in der Nähe von Gefäßkanälen. Es kann dies aber auch darauf beruhen, daß an solchen Orten die gebildete Chon-

droïtinschwefelsäure rasch entfernt wird (vgl. oben). Für eine solche Weiterleitung der chondroïtinschwefelsäurehaltigen Verbindungen von den Orten ihrer Entstehung (den Zellen) aus scheint auch der Umstand zu sprechen, daß, wie ein Blick auf Fig. 264 zeigt, die basophilen Zellhöfe bei den senkrecht zur Oberfläche stehenden länglichen Zellen resp. Zellgruppen eines Gelenkknorpels sämtlich die Tendenz zeigen, sich nach der freien Oberfläche hin auszudehnen, so daß man den Eindruck erhält, als erfolge die Sekretion nicht allseitig gleichmäßig, oder als würden die basophilen Stoffe von den Zellen sozusagen weggeschwemmt.

Bei aller Anerkennung der großen Bedeutung der Untersuchungen Hansens, kann ich den daraus abgeleiteten Folgerungen nicht durchwegs beitreten, obschon dieselben vielfach akzeptiert wurden (ich nenne nur Flemming und neuerdings Studnička und Lubosch). Dies gilt vor allem von dem Satze, „daß wir dasjenige des Knorpels, was wir gewöhnlich Knorpelzelle nennen, als ein Endoplasma zu betrachten haben, während die Grundsubstanz der echten hyalinen Knorpel eventuell als ein gemeinschaftliches und mit bezug auf das Endoplasma mehr oder weniger selbständiges Ektoplasma aufzufassen ist". Hansen meint überhaupt, daß „eine prinzipielle theoretische, scharfe Sonderung der Bindegewebsgruppen in Zellen und Grundsubstanz" sich nur auf künstlichem Wege aufstellen läßt und ferner, daß „die sogenannten Grundsubstanzen als lebend zu betrachten sind, ebensowohl wie die Zellen, d. h. daß sie innerhalb gewisser Grenzen von den Zellen, dem Endoplasma, unabhängig ‚formative' Tätigkeit entfalten können". Auch Studnička (l. c.), der in seinen ersten Arbeiten noch von einer Absonderung der Knorpelgrundsubstanz gesprochen hat, faßt dieselbe jetzt als verschmolzene Exoplasmen auf. Als erste Anlage des Knorpelgewebes beschreibt er ein Syncytium aus verschmolzenen Zellen, wobei sich „die dem Kern nächsten Partien als ein Endoplasma schärfer vom übrigen Protoplasma differenzieren; diese Partien sind es eben, die uns die eigentlichen künftigen Knorpelzellen vorstellen; solche haben demnach nur den Wert von Endoplasmazellen. Alles übrige, was wir jetzt zwischen den Zellen als Grundsubstanz des Gewebes sehen können, die ganze, die feinen Faserungen enthaltende Masse hat die Bedeutung eines Exoplasma".

Eine solche Auffassung läßt sich meiner Ansicht nach weder vom morphologischen Standpunkt aus halten, noch erscheint sie erst recht physiologisch gerechtfertigt. Was das erstere angeht, so hat bereits Schaffer mit Recht hervorgehoben, daß der der Protozoenkunde entnommene Begriff des Endo- und Exoplasmas eine ganz klare und feste Bedeutung hat. Man erinnere sich der Verhältnisse, wie sie etwa bei einer Amöbe gegeben sind. Hier bedeutet Exoplasma die hyaline etwas festere Grenzzone des flüssigeren, meist körnigen Endoplasmas. „Beide Substanzen bilden aber ein organisches Ganze und kann das Exoplasma nicht als zusammenhängendes Häutchen isoliert werden, wie dies wohl bei der kapselartigen, eine Knorpelzelle unmittelbar umgebenden Grundsubstanzschicht der Fall ist." Man darf nicht einwenden, daß dies allerdings in manchen Fällen auf chemischem Wege möglich ist, auch nicht, daß bei vielen Protistenformen die Außenschicht sich unter Beibehaltung

des Eiweißcharakters als Zellhülle differenziert (Euglenen, Infusorien), denn in allen solchen Fällen existiert dann niemals die Möglichkeit, eine scharfe Sonderung vom Zellkörper auf physikalischem Wege (etwa durch Plasmolyse) herbeizuführen. Nun kann man ja allerdings sagen, daß dies ja auch für die eben neu angelegte Membranschicht einer Pflanzen- oder chitinogenen Zelle gilt (man denke auch an die Periostrakumbildung bei Mollusken). Aber sobald diese durch Ausscheidung resp. Einlagerung der spezifischen Membranstoffe in oder auf die äußerste Plasmaschicht vollendet ist, ist damit auch zugleich eine scharfe trennende Grenze gegeben und es wird gewiß niemand eine Cellulosemembran oder Chitinhaut als „Exoplasma" bezeichnen wollen, auch wenn sie noch intussusceptionelles Wachstum zeigt. Als zum Plasmakörper einer Zelle gehörig darf man meiner Meinung nach nur das rechnen, was mit ihm dauernd in kontinuierlichem Zusammenhang steht und vor allem auch seiner chemischen Zusammensetzung nach lebendiger Substanz entspricht. Beides gilt nun offenbar für die Knorpelgrundsubstanz ebensowenig wie für irgendwelche pflanzliche oder tierische Zellhüllen. Daß ersterenfalls eine Ansicht, wie sie von Hansen und seinen Anhängern vertreten wird, überhaupt auftauchen konnte, erscheint wohl nur dadurch erklärlich, daß in die Zusammensetzung der Knorpelgrundsubstanz Stoffe eingehen, welche ihrer chemischen Natur nach den Eiweißkörpern noch sehr nahe stehen (Kollagen, Mucoïde) und daß hier das anscheinend von den Zellen unabhängige (intussusceptionelle) Wachstum ungleich deutlicher, ich möchte sagen, aufdringlicher sich bemerkbar macht, als in irgendeinem anderen Falle. Die Gründe, welche für mich bestimmend sind, ein selbständiges Leben der bindegewebigen Grundsubstanzen abzulehnen, wurden schon oben eingehend besprochen. Sie sind, wie ich glaube, völlig überzeugend und ich könnte auch Schaffer nicht beipflichten, wenn mit dem Satze, daß „die einmal von der Zelle abgesonderte Knorpelgrundsubstanz noch in gewisser Hinsicht selbständige Wachstumserscheinungen zeigen kann", mehr ausgedrückt sein sollte, als daß ihr interstitielles Wachstum zukommt und zwar in ihrer ganzen Masse, und daß sich auch noch in Teilen der Grundsubstanz, die von den Zellen weit abliegen, chemische Veränderungen und Umlagerungen vollziehen können. Das kann aber alles meiner Meinung nach nicht als selbständiges Leben und Wachstum, sondern nur als Folge einer ständigen Wechselwirkung mit lebenden Zellen bezeichnet werden. Jedenfalls stehe ich auf dem gleichen Standpunkt wie Schaffer, wenn er im Gegensatz zu Hansen die Ansicht vertritt, „daß die Stoffe zum Aufbau und zur Ernährung der Grundsubstanz vorher die Knorpelzelle passieren müssen. Den Aufbau der spezifischen Knorpelgrundsubstanz kann ich mir nur durch die spezifische Tätigkeit der Knorpelzellen denken". Demgemäß ist auch die mikrochemisch und oft auch morphologisch nachweisbare Gliederung der Grundsubstanz in verschiedenen Schichten lediglich als Folge der ständigen Wechselwirkung mit den Zellen aufzufassen: „Die einfachsten Formen des Knorpelgewebes, sowie die ersten Entwicklungsstadien desselben können aus einer ungegliederten, gleichartigen Grundstanz bestehen. Die territoriale Gliederung, welche in den meisten, grundsubstanzreichen Knorpeln zu sehen ist, tritt nicht durch eine sekundäre Ver-

änderung dieser ersten (protochondralen) Intercellularsubstanz auf, sondern durch eine weitere, unmittelbare Tätigkeit der Zellen, welche in kontinuierlichem Zusammenhang mit der ersten Grundsubstanz weitere erzeugen, die aber von jener zunächst abgrenzbar bleibt." (SCHAFFER.) Hiernach hätte man in der territorialen Gliederung (Schichtung) hauptsächlich eine Folge des Wachstums durch Apposition zu erblicken. Indessen muß dabei immer im Auge behalten werden, daß auch nachher noch mannigfache Wandlungen in den einzelnen Schichten sich vollziehen. Aber auch bei diesen Vorgängen handelt es sich nicht um selbständige Stoffwechselprozesse, sondern um eine Folge der Tätigkeit der Knorpelzellen, welche nicht nur die Fähigkeit besitzen, die spezifischen Bestandteile der Grundsubstanz auszuscheiden, sondern auch die bereits fertig gebildeten noch weiter chemisch zu beeinflussen, wie wir das ja auch in zahllosen Fällen an Pflanzenzellmembranen sehen. Von HANSEN sowohl wie auch von SCHAFFER wird großes Gewicht auf die Tatsache gelegt, daß Zellen sich als Ganzes in Grundsubstanz „umwandeln" können und so derselben gewissermaßen amalgamiert werden. Daß aber ein derartiger Vorgang keineswegs gegen die Auffassung der Grundsubstanz als Sekret der Zellen spricht, ist leicht ersichtlich, wenn man sich erinnert, daß es auch sonst gar oft im Inneren von Zellen zur Ausscheidung von Stoffen in solcher Menge kommt, daß durch deren Einlagerung das Protoplasma auf ganz geringe Reste reduziert wird, ja sogar als solches zu existieren aufhört. (Schleimzellen, Fettzellen, Stärke- und Glykogeneinlagerung, Verhornung.) Im Grunde handelt es sich auch hier um nichts anderes, als um eine intracellulare Sekretion, ohne daß aber das Sekret nach außen als solches entleert wird.

So kommt es, wie namentlich LUBOSCH (l. c. p. 273 ff.) gezeigt hat, normaler Weise in Knorpelzellen oft zu reichlicher Bildung von Fett. (Reptilien- und Vogelgelenke.) In manchen Fällen geradezu zur Bildung eines „Fettknorpels", d. h. eines Gewebes von Knorpelzellen, deren Protoplasma durch reichliche Fettanhäufung auf eine dünne, kernhaltige Oberflächenschicht reduziert erscheint, durch eine typische, wenn auch spärliche Grundsubstanz getrennt, aus der die Zellen isoliert werden können (Epiglottis mancher Säugetiere). Physiologisch handelt es sich in allen solchen Fällen um die Aufgabe, ohne völlige Preisgabe der stützenden Funktion des betreffenden Gewebes größere Nachgiebigkeit und plastische Schmiegsamkeit herbeizuführen. Unzweifelhaft hat man in der Fetterfüllung der Knorpelzellen einen Stoffwechselvorgang derselben zu erblicken, wobei es sich nur um Steigerung eines auch sonst häufigen Vorganges handelt. Es liegt hierin, wie LUBOSCH bemerkt, ein Hinweis auf die bedeutsame Rolle, welche der Gelenkknorpel im Stoffwechsel des ganzen Körpers spielt. „Die in seinen Zellen nachgewiesenen Stoffe (Glykogen, Fett, Pigment), ferner die von HANSEN beobachtete Fortschaffung von Chondroïtinschwefelsäure aus dem Gelenkknorpel ins Blut machen eine vergleichende physiologische Prüfung des Knorpels zu einer aussichtsreichen Aufgabe". (LUBOSCH.)

Literatur.

Knorpel.

1. **Aeby, E.**, *Ueber die Symphysis ossium pubis des Menschen nebst Beiträge zur Lehre vom hyalinen Knorpel. Ztschr. f. rat. Med., 3. Reihe Bd. 4 (1858).*
2. **Apolant, H.**, *Der Faserknorpel. Diss. Berlin, 1890.*
3. **Arnold, J.**, *Die Abscheidung des indigschwefelsauren Natrons im Knorpelgewebe. Virchows Arch., Bd. 73 (1878).*
4. **Baber, E. Creswell**, *On the structure of hyaline cartilage. Journ. of Anat. and Physiol., Vol. 10 (1876), p. 113.*
5. **Born, J.**, *Ueber die Nasenhöhlen und den Tränennasengang der Amphibien. Morph. Jahrb,, Bd. 2.*
6. **Bubnoff, J.**, *Beitrag zur Kenntnis der Struktur des Knorpels. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., Abt. 1, Bd. 57 (1868).*
7. **Budge, A.**, *Die Saftbahnen im hyalinen Knorpel. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 14 (1877).*
8. — *Weitere Mitteilungen über die Saftbahnen im hyalinen Knorpel. Ebenda, Bd. 16 (1879).*
9. **Bunge, G.**, *Ueber die Zusammensetzung des Knorpels vom Haifisch. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 28, p. 300.*
10. — *Der Kochsalzgehalt des Knorpels und das biogenetische Grundgesetz. Ebenda, p. 452.*
11. **Bütschli, O.**, *Untersuchungen über Strukturen, Leipzig 1898, p. 337.*
12. **Czermak, N.**, *Vergleichende Studien über die Entwicklung des Knochen- und Knorpelgewebes. Anat. Anz., Bd. 3 (1888).*
13. **David, M.**, *Die histologischen Befunde bei Einheilung von lebendem und totem Knochenmaterial in Knochendefekte. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1898, p. 384.*
14. **v. Ebner, V.**, *Ueber Gewebsentwicklung und Phylogenese. Verhandl. d. Anat. Ges., 1911, p. 3.*
15. — *Untersuchungen über die Anistropie organischer Substanzen, Leipzig, Engelmann, 1882.*

15a. **Deckhuyzen, J.**, *Ueber das Wachstum des Knorpels nach Untersuchungen am Caput femoris des Frosches. Tagebl. d. 62. Vers. D. Naturforscher u. Aerzte. Heidelberg 1889).*

15b. **Ebner, V. v.**, *Untersuchungen über die Ursachen der Anistropie. 188z, p. 65 ff.*

16. **Ewald, A.**, *und* **Kühne, W.**, *Die Verdauung als histologische Methode. Verhandl. d. Nat.-med. Ver. zu Heidelberg, N. F., Bd. 1 (1876).*
17. **Flesch, M.**, *Ueber Zelle und Intercellularsubstanz im Hyalinknorpel. Verhandl. d. Phys.-med. Ges. zu Würzburg, Bd. 14 (1880).*
18. — *Untersuchungen über die Grundsubstanz des hyalinen Knorpels, Würzburg 1879 (1880).*
19. **Fürbringer, M.**, *Gegenbaurs Lehrb. d. Anat. d. Menschen, Bd. 1 (1909).*
20. — *Ueber das Gewebe des Kopfknorpels der Cephalopoden. Morph. Jahrb., Bd. 3 (1877), p. 453.*
21. **Gebhardt, W.**, *Trajektorielle Strukturen im Knorpel. Verhandl. d. Anat. Ges., 1911, p. 175.*
22. **Gegenbaur, C.**, *Ueber das Skelettgewebe der Cyclostomen. Jenaische Ztschr., Bd. 5 (1870).*
23. **Genzmer, A.**, *Ueber die Reaktion des hyalinen Knorpels auf Entzündungsreize und die Vernarbung der Knorpelwunden. Virchows Arch., Bd. 67 (1876).*
24. **Gerlach, J.**, *Ueber das Verhalten des indigschwefelsauren Natrons im Knorpelgewebe lebender Tiere, Erlangen 1876.*
25. **Grobben, K.**, *Die Bindesubstanzen des Argulus. Arb. a. d. Zool. Inst. Wien, Bd. 19 (1911), p. 7.*
26. **Halliburton, W. D.**, *On the occurrence of chitin as a constituent of the cartilages of Limulus and Sepia. Quart. Journ. of microsc. Sc., N. S. Vol. 25 (1885), p. 173.*
27. **Hammar, J. A.**, *Ueber den feineren Bau der Gelenke. II. Der Gelenkknorpel. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 43 (1894), p. 813.*
28. **Hansen, F. C. C.**, *Ueber die Genese einiger Bindegewebssubstanzen. Anat. Anz., Bd. 16 (1899), p. 417).*
29. — *Untersuchungen über die Gruppe der Bindesubstanzen. I. Der Hyalinknorpel. Anat. Hefte, Abt. 1, Heft 83, Bd. 27 (1905), p. 538.*
30. **Hasse, C.**, *Ueber den Bau und die Entwicklung des Knorpels bei den Elasmobranchiern. Zool. Anz., 1879, p. 325, 351.*

31. **Heidenhain, R.,** *Zur Kenntnis der Struktur des hyalinen Knorpels. Studien d. Physiol. Inst. zu Breslau, Bd. 2 (1863).*
32. **Heitzmann, C.,** *Studien an Knochen und Knorpel. Wiener med. Jahrb., 1872.*
33. — *Ueber Entwicklung und Bau der Knorpel. Wiener med. Wochenschr., 4. Jan. 1873.*
34. — *Mikroskopische Morphologie des Tierkörpers, Wien 1883.*
35. **Hertwig, O.,** *Ueber die Entwicklung und Bau des elastischen Gewebes im Netzknorpel. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 9 (1873).*
36. **Hultkrantz, J. W.,** *Ueber die Spaltrichtungen der Gelenkknorpel. Verhandl. d. Anat. Ges., 12. Vers., 1898, Ergänzungsheft zum Anat. Anz., Bd. 14.*
37. **Kölliker, A.,** *Handb. d. Gewebelehre, 6. Aufl., Leipzig 1889.*
38. **Kolster, R.,** *Ueber die Intercellularsubstanz des Netzknorpels. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 29 (1887).*
39. **Kruckenberg, C. Fr. W.,** *Die chemischen Bestandteile des Knorpels. Ztschr. f. Biol., Bd. 20 (1884).*
40. **Leser, E.,** *Ueber histologische Vorgänge an der Ossifikationsgrenze mit besonderer Berücksichtigung des Verhaltens der Knorpelzellen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 32 (1888).*
41. **Leydig, F.,** *Vom Bau des tierischen Körpers, Bd. 1, Tübingen 1864.*
41a. — *Zelle und Gewebe, 1885.*
42. — *Beitrag zur mikroskopischen Anatomie der Rochen und Haie, 1852.*
42a. — *Lehrb. d. Histol., Frankfurt 1857.*
43. **Lubosch, W.,** *Bau und Entstehung der Wirbeltiergelenke, Jena, G. Fischer, 1910.*
44. **Moll, A.,** *Zur Histochemie des Knorpels. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 58 (1901), p. 483.*
45. **Morawitz, P.,** *Zur Kenntnis der Knorpelkapseln und Chondrinballen des hyalinen Knorpels. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 60 (1902), p. 66.*
46. **Mörner, C. Th.,** *Histochemische Beobachtungen über die hyaline Grundsubstanz des Trachealknorpels. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 12 (1888).*
47. — *Chemische Studien über den Trachealknorpel. Skandinav. Arch. f. Physiol., Bd. 1 (1889).*
48. — *Einige Beobachtungen über die Verbreitung der Chondroïtinschwefelsäure. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 20.*
48a. **Morochowetz, L.,** *Zur Histochemie des Bindegewebes. Verh. d. med. nat. Ver. zu Heidelberg, N. F. I. (1877), p. 480.*
49. **Müller, Johannes,** *Ueber die Struktur und die chemischen Eigenschaften der tierischen Bestandteile der Knorpel und Knochen. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1837; auch Pogg. Annalen, Bd. 38 (1836), p. 295.*
50. **Müller, Wilh.,** *Beitrag zur Kenntnis der Molekularstruktur tierischer Gewebe. Ztschr. f. rat. Med., 3. Reihe Bd. 10 (1861).*
51. **Neumann, E.,** *Bemerkungen über das Knorpelgewebe und den Ossifikationsprozeß. Arch. f. Heilk., Bd. 11 (1870).*
52. — *Die Jodreaktion der Knorpel- und Chordazellen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 14 (1877), p. 58.*
53. **Nowikoff, M.,** *Beobachtungen über die Vermehrung der Knorpelzellen nebst Bemerkungen über die Struktur der hyalinen Knorpelgrundsubstanz. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 90 (1908), p. 205.*
54. — *Studien über das Knorpelgewebe der Wirbellosen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 103 (1912), p. 661.*
54a. **Ogston, E.,** *On articular cartilage. Journ. of anat. and physiol., Vol. 10, 1876.*
54b. — *The growth and maintenance of the articular ends of adult bones. Ibid. Vol. 12, 1878.*
55. **Ranvier, L.,** *Traité technique, Paris, Savy, 1875.*
56. **Remak,** *Ueber die Entstehung des Bindegewebes und des Knorpels. Müllers Arch., 1852.*
57. **Retterer, E.,** *Note de technique relative au tissu osseux. Compt. rend. Soc. Biol., 1898.*
58. — *Origine et structure des ostéoblastes et du tissu osseux. Ebenda.*
59. — *De l'ossification enchondrale. Ebenda.*
60. — *Structure et évolution du cartilage transitoire. Ebenda, 1899.*
61. — *De voies d'absorption du cartilage. Ebenda, p. 481.*
62. **Rollett, A.,** *Von den Bindesubstanzen. Strickers Handb. d. Gewebelehre, Bd. 1 (1871).*
63. **Romeis, B.,** *Die Architektur des Knorpels vor der Osteogenese und in der ersten Zeit derselben. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 31 (1911), p. 387.*
63a. **Rosenthal, O.,** *Ueber die Veränderungen des Knorpels vor der Verknöcherung. Inaug.-Diss., Berlin 1875.*

64. **Roux, W.,** *Ueber die Ursachen der Lokalisation der Knorpel- und Knochenbildung. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 3 (1896), p. 657.*
65. **Rupprícht, W.,** *Ueber Fibrillen und Kittsubstanz des Hyalinknorpels. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 75 (1910), p. 748.*
66. **Schaffer, J.,** *Ueber den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes. I. Teil. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 70 (1901), p. 109.*
67. — *Idem. II. Teil. Ebenda, Bd. 80 (1906) p. 155.*
68. — *Idem. III. Teil. Ebenda.*
68a. — *Idem. IV. Teil. Ebenda. Bd. 105 (1913), p. 280.*
69. — *Der feinere Bau und die Entwicklung des Schwanzflossenknorpels von Petromyzon und Ammocoetes. Anat. Anz., Bd. 19 (1901).*
70. — *Knorpelkapseln und Chondrinballen. Ebenda, Bd. 23 (1903).*
71. — *Bemerkungen über die Histologie und Histogenese des Knorpels der Cyclostomen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 50 (1897), p. 170.*
72. — *Ueber das knorpelige Skelett des Ammocoetes. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 61 (1896), p. 606.*
73. — *Ueber die Fähigkeit des Periostes Knorpel zu bilden. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 5 (1898), p. 343.*
74. **Schmiedeberg, O.,** *Ueber die chemische Zusammensetzung des Knorpels. Arch. f. exper. Pathol. u. Pharm., Bd. 28 (1891), p. 1.*
75. **Schuberg, A.,** *Beitrag zur vergleichenden Anatomie und zur Entwicklungsgeschichte der Lederhaut der Amphibien. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 90 (1908), p. 56.*
76. — *Ueber Zellverbindungen, I. u. II. Teil. Ebenda, Bd. 74 (1903) u. Bd. 87 (1907).*
77. **Solger, B.,** *Die Wirkung des Alkohols auf den hyalinen Knorpel, Leipzig 1887.*
78. — *Ueber pericellulare und intracellulare Ablagerungen im Hyalinknorpel. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 34 (1891).*
79. — *Ueber Rückbildungsvorgänge im Gewebe des hyalinen Knorpels. Ebenda, Bd. 42 (1893).*
80. — *Ueber die Architektur der Stützsubstanzen. Leipzig, G. Thieme, 1892.*
81. — *Der gegenwärtige Stand der Lehre von der Knorpelarchitektur. Moleschotts Untersuch. z. Naturl., Bd. 14, p. 187.*
82. — *Ueber Knorpelwachstum. Fortschr. d. Med., Bd. 7 (1889) u. Verhandl. d. Anat. Ges., Berlin 1890.*
83. — *Hyalinknorpel. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 32 (1888).*
84. **Spina, A.,** *Ueber die Saftbahnen des hyalinen Knorpels. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., Abt. 3, Bd. 80 (1879), p. 1.*
85. **Spronck, C. H.,** *Zur Kenntnis der Struktur des Hyalinknorpels. Anat. Anz., Jahrg. 2 (1887).*
86. **Strasser, H.,** *Zur Entwicklung der Extremitätenknorpel bei Salamandern und Tritonen. Morph. Jahrb., Bd. 5 (1879).*
87. **van der Stricht, O.,** *Recherches sur le cartilage hyalin. Arch. de Biol. (de Gand), T. 7 (1887).*
88. — *Recherches sur la structure de la substance fondamentale du tissu osseux. Ebenda, Vol. 9 (1889).*
89. — *Recherches sur le cartilage articul. des oiseaux. Ebenda, T. 10 (1890).*
90. **Studnicka, F. K.,** *Ueber die Histologie und Histogenese des Knorpels der Cyclostomen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 48 (1897), p. 606.*
91. — *Weitere Bemerkungen über das Knorpelgewebe der Cyclostomen. Ebenda, Bd. 51 (1898), p. 452.*
92. — *Histologische und histogenetische Untersuchungen über Knorpel-, Vorknorpel- und Chordagewebe. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 21 (1903).*
93. — *Ueber einige Pseudostrukturen der Grundsubstanz des Hyalinknorpels. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 46 (1905).*
94. — *Ueber verknorpelte Fasern im Bindegewebe einiger Tiere. Sitz.-ber. d. K. Böhm. Ges. d. Wiss., 1897, No. 65.*
95. — *Die Knorpelkapseln in den Knorpeln von Petromyzon fluv. Anat. Anz., Bd. 14 (1897), p. 283.*
96. — *Schematische Darstellungen zur Entwicklungsgeschichte einiger Gewebe. Ebenda, Bd. 22 (1902—03).*
97. **Terrazzas, R.,** *Metodos de coloración de la substancia fundamental cartilaginosa. Riv. trim. microsc. Madrid, T. 5 (1896), 1 p. 113.*
98. **Tillmans, H.,** *Beitrag zur Histologie der Gelenke. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 10 (1874), p. 401.*
99. — *Ueber die fibrilläre Struktur des Hyalinknorpels. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., 1877.*
100. — *Dasselbe in Ctbl. f. Chirurg., Jahrg. 4 (1877).*
100a. **Triepel, H.,** *Die trajektoriellen Strukturen. Wiesbaden (Bergmann) 1908.*

101. ***Valenciennes, M. A.***, *Recherches sur la structure et la nature du tissu élémentaire des cartilages des poissons et des mollusques. Arch. du Muséum, T. 5 (1851), p. 505.*

102. ***Valentin, G.***, *Untersuchungen der Pflanzen- und Tiergewebe im polarisierten Licht, 1861.*

103. ***Vejnar, J.***, *Ein methodischer Beitrag zum Studium der Bewegungsvorgänge in Knorpelzellen. Allg. Wiener med. Ztg., Jahrg. 37 (1892).*

104. ***Vogel, A.***, *Die Saftbahnen des Hyalinknorpels. Inaug.-Diss. Bern, 1883.*

104a. ***Weichselbaum, K.***, *Die senilen Veränderungen der Gelenke. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., Abt. 3, 1877.*

105. ***Werner, H.***, *Die Dicke der menschlichen Gelenkknopel. Inaug.-Diss. Berlin, 1897.*

106. ***Wiesner, J.***, *Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz, Wien, A. Hölder, 1892.*

107. ***Wolters, A.***, *Zur Kenntnis der Grundsubstanz und der Saftbahnen des Knorpels. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 37 (1891); Bd. 38 (1892).*

XI. Das Knochengewebe.

„Eine genauere histologische Analyse der verschiedenen Formen der Stützsubstanzen und ihrer mechanischen Rolle, die sie im Tierkörper spielen, ergibt (wie SCHAFFER (98a) in einer ausgezeichneten Arbeit, die mir leider erst nach Abschluß des vorigen Abschnittes zukam, bemerkt) eine aufsteigende Reihe von Gewebeformationen mit zunehmender Leistungsfähigkeit. Am Anfange steht aber nicht das Knorpelgewebe, das LUBOSCH (l. c.) für das älteste Stützgewebe der Wirbeltiere hält, sondern das diffuse chordoïde Stützgewebe. In seinen Elementen ist die einfachste Art der Umformung einer weichen protoplasmatischen Zelle in eine stützende verkörpert, und zwar durch Ausbildung einer, die Druckelastizität gewährleistenden Membran, die durch Turgordruck (wie bei den Pflanzen B.) gespannt wird. Durch Summierung und festere Vereinigung solcher Zellblasen entsteht das kompakte chordoïde Stützgewebe, welches schon selbständige Skelettstücke bauen kann („Knorpel" der Wirbellosen). Von dieser Form führt eine endlose Zahl von Uebergangsformen hinüber zum „chondroïden Gewebe", das wieder durch ebenso zahlreiche uud mannigfaltige Uebergänge mit dem echten Knorpelgewebe verbunden ist. Dieses ist also die höchste Ausbildung einer Gewebeform, die im einfachsten Falle durch eine druckelastische blasige Zelle vertreten wird". Den höchsten Grad der Festigkeit erreichen pflanzliche und tierische Gerüstbildungen aber immer erst durch Einlagerung von Mineralsubstanzen (Kalk, Kieselsäure), und so gilt das gleiche auch von den Bindesubstanzen, welche dadurch erst skelettbildend im strengsten Sinne des Wortes werden (Knochen). Es ist sehr bemerkenswert, daß eine solche Mineralisierung, wenigstens in ausgedehnterem Maße in der Reihe der Wirbeltiere erst bei den höheren Formen auftritt, echter Knochen sogar auf diese beschränkt erscheint. Bei den niedersten Formen *(Amphioxus)* findet sich entweder nur weiche Bindesubstanz (bzw. Chordagewebe) als Körperstütze oder es spielt, wie bei den Selachiern, Knorpel die Hauptrolle. So bemerkt schon LEUKCART (66a), „daß das faserige Skelett der Wirbeltiere gleichsam die Grundlage, Ablagerung von Knorpel in demselben eine höhere Stufe und schließ-

lich Umänderung des Knorpels in Knochen die höchste Stufe bilde". Und wie sich dies in der Tierreihe im Laufe der phylogenetischen Entwicklung ausprägt, so auch in der Ontogenie der einzelnen Individuen bei höheren Wirbeltieren. Dies ist aber nicht so zu verstehen als ob beim einzelnen Tier immer jene Form aus der Reihe der Stützsubstanzen (chordoïdes, chondroïdes und echtes Knorpelgewebe) zur Entwicklung kommt, welche man nach der phyletischen Stellung des Tieres erwarten sollte; vielmehr zeigt sich, daß gerade bei den mechanischen Geweben das formbildende Prinzip der mechanischen Funktion von größerer Bedeutung ist, als die Stellung des Tieres im System (Schaffer). Die provisorische Verwendung des Knorpelgewebes bei der Entwicklung des Skelettes der höheren Wirbeltiere erklärt sich vielleicht zum Teil dadurch, daß der Knorpel eines rascheren und namentlich interstitiellen Wachstums fähig ist, während der Knochen in der Hauptsache durch Apposition wächst.

Es muß hier zunächst daran erinnert werden, daß auch der hyaline Knorpel an und für sich unter gewissen Umständen verkalkt, indem seitens der Zellen Kalksalze in gelöster Form in die Grundsubstanz ausgeschieden und hierauf besonders in der nächsten Umgebung (Kapseln, Höfe) abgelagert werden. Der Prozeß besteht darin, daß kohlensaurer Kalk in Form sehr kleiner, bei auffallendem Lichte weiß, bei durchfallendem dunkel aussehender Körnchen ausfällt, die Häufchen bilden, welche mehr und mehr an Größe zunehmen und schließlich die ganze Zelle umgeben können. Auch weiter in die Grundsubstanz kann der Kalk gelegentlich vordringen, wobei das Gewebe mehr und mehr undurchsichtig (kreidig) wird. Nach Hansen (l. c. p. 796) findet man an Stellen, welche im Begriffe stehen, zu verkalken oder schon verkalkt sind, oft „ein echtes (präformiertes) Maschen- und Kammerwerk aus Kollagen (Bindegewebe) gebildet". Diese Struktur entsteht so, „daß Kalk in Verbindung mit der Kittsubstanz unter der Form größerer und kleinerer Körnchen eingelagert wird, wodurch die äußerst feinen Bindegewebsfibrillen der Grundsubstanz auf kleinere Räume (zwischen der Körnung) zusammengedrängt werden und sich dicht aneinanderlegen. Es sind zwischen den Kalkkörnchen also dünnere Platten, Wände und Züge entstanden, die aus membranös kondensiertem (fibrilliertem) Bindegewebe bestehen, welches zum Teil aus seiner engeren Verbindung mit der hier stark basophilen Kittsubstanz gelöst ist. Nach Auflösung des Kalkes bleibt die mit ihm verbunden gewesene basophile Kittsubstanz zurück, welche die Räume dieses Bindegewebes (kollagenen) Kammerwerkes gänzlich erfüllt".

Was das Vorkommen solcher Kalkablagerungen betrifft, so ist vor allem der verkalkte Knorpel als Bestandteil der Selachiergelenke zu erwähnen, wo dessen Vorkommen schon von Gegenbaur (43), Hasse (47) und Leydig (68) festgestellt wurde. Für das Knorpelskelett der Elasmobranchier leistet der Kalk funktionell tatsächlich dasselbe, wie es der Knochen bei höheren Formen tut. Wir sehen bei Rochen den Kalk an langen Knorpelstücken als Rindenzone entwickelt, derart, daß er gerade wie die Rinde eines Röhrenknochens gegen die Mitte der Länge am dicksten ist. Auch die Einlagerung in die Gelenkoberflächen entspricht hier der Knochenbildung unterhalb des Gelenkknorpels der Epiphysen bei höheren

Formen. Im Inneren eines Basalstückes der Brustflosse von *Acanthias* fand Lubosch (l. c. p. 269) einen Kalkkern, von dem Züge in der Richtung endochondraler Fasern ausstrahlen, welche Fortsetzungen von Sehnen darstellen, die außen am Perichondrium ansetzen und Muskelansätze vermitteln (Fig. 276). Es liegt also hier der Kalk „auf den Bahnen deutlich sichtbarer Trajektorien, eben jener enchondralen Fibrillen; man wird zu dem Schlusse berechtigt, daß an dieser Stelle der Kalk sich als Verstärkung der besonders stark



Fig. 276. Schnitt durch ein Basalstück der Brustflosse einer erwachsenen *Acanthis*. (82 × vergr.) (Nach Lubosch.)

mechanisch beanspruchten Knorpeltrajektorien ausbildet". Auch bei der Bildung der perichondralen Platten verkalkten Knorpels scheinen hauptsächlich Zugwirkungen die veranlassende Ursache der Mineralisierung zu sein (Lubosch l. c.). Bei höheren Wirbeltieren bis zum Menschen hinauf ist die Verkalkung als Alterserscheinung des Knorpels (Rippenknorpel, Kehlkopfknorpel) häufig.

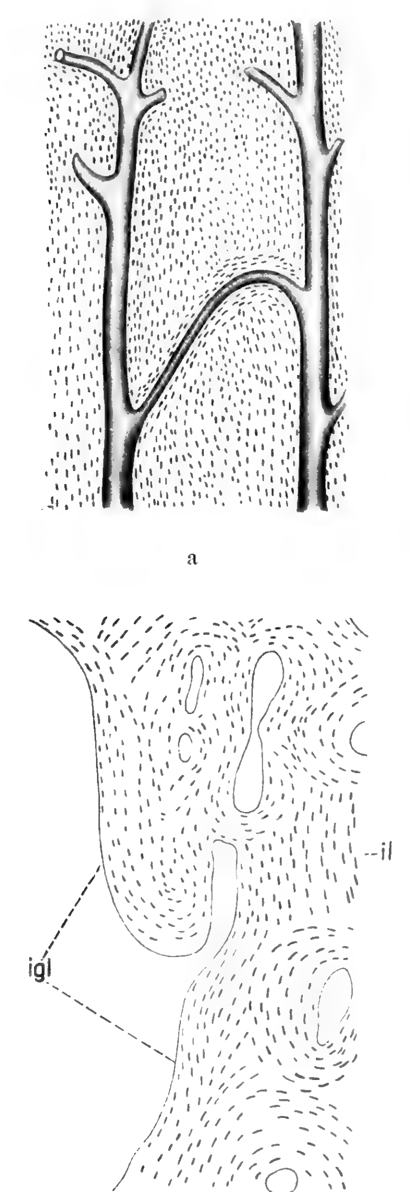
A. Anatomisches.

Was nun zunächst den Bau des echten Knochengewebes betrifft, so besteht es wie der Knorpel, aus einer Grundsubstanz und darin eingelagerten Zellen, welche, mit zahlreichen Ausläufern versehen, in kleinen Höhlungen von gleicher Form eingeschlossen sind (Knochenhöhlen, Knochenkörperchen). „Durchschneidet man einen Knochen, so findet man nach außen gelegen eine festere Rindenschicht, die kompakte Knochensubstanz, im Inneren entweder ein Netz von Knochen-

balken oder Plättchen die spongiöse Knochensubstanz oder einen größeren Hohlraum (Markhöhle), in den nur wenige Bälkchen hineinragen. In den Röhrenknochen findet sich die Markhöhle in der Mitte der Diaphyse, die spongiöse Substanz an den Enden derselben und in den Epiphysen; in den platten und kurzen Knochen ist nur Spongiosa vorhanden, die an manchen sehr dünnen Stellen auch schwinden kann (Schulterblatt, Hüftbein, Schläfenbein), so daß die beiden kompakten Schichten zusammenstoßen. Der Knochen wird ernährt von einer gefäßhaltigen fibrösen Haut aus, welche außen aufliegt (Periost) und von einer weichen, bindegewebigen gefäßführenden Masse im Inneren, dem Knochenmark, das in den Lücken der Spongiosa und in der Markhöhle sich befindet. Von beiden aus treten Gefäße in das Innere der Knochensubstanz ein, die in Kanälen verlaufen Haverssche Kanäle). Von Mark und Periost aus wächst auch der Knochen und dabei werden von dem letzteren eine Anzahl von Bindegewebsbündeln und elastischen Fasern mit in die Knochensubstanz aufgenommen (Sharpeysche Fasern).

Betrachtet man den trockenen Längsschliff eines mazerierten Knochens (Fig. 277 a) bei schwacher Vergrößerung, so sieht man in der bei durchfallendem Licht hell erscheinenden Grundsubstanz zwei Arten von Lücken, welche mit Luft erfüllt und infolge totaler Reflexion dunkel bei durchfallendem, hellglänzend bei auffallendem Lichte sind. Die einen stellen lange, cylindrische, vielfach verästelte und miteinander anastomosierende Röhren dar, die der Hauptsache nach ungefähr parallel der Längsachse des Knochens verlaufen: die Haversschen Kanälchen; die anderen sind kleine längliche Lücken, die Knochenhöhlen (Knochenkörperchen), zur Aufnahme der Zellen bestimmt, welche durch Mazeration zerstört sind. Diese letzteren liegen in Reihen parallel dem Verlauf jedes Haversschen Kanälchens. Betrachtet man andererseits den Querschliff eines mazerierten Knochens (Fig. 277 b, c), so findet man die Haversschen Kanäle bald quer, bald mehr schräg getroffen und um sie herum die Knochenhöhlen in konzentrischen Reihen angeordnet, welchen eine gleiche Anordnung der Grundsubstanz in Schichten oder Blättern entspricht (Haverssche Lamellen), die zu den entsprechenden Systemen zusammen geordnet liegen. Wo Lücken zwischen den einzelnen Haversschen Lamellensystemen bleiben, schieben sich mehr oder weniger regelmäßige, anders gelagerte Schichtenkomplexe ein, die interstiellen Lamellen („echte" und „unechte") endlich umfassen zwei Lamellensysteme außen und innen alle übrigen (Fig. 277 b, c), die äußeren und inneren Generallamellen. Die echten interstitiellen und die Generallamellen werden auch als Grundlamellen bezeichnet. Die inneren Grundlamellen umgrenzen gleichzeitig den Markraum und werden an manchen Stellen von Haversschen Kanälen durchsetzt" (Schiefferdecker). Was nun die Knochenkörperchen betrifft, so handelt es sich um meist längliche Gebilde von der Form eines Zwetschenkernes, welche von der breiten Fläche der Lamellen her gesehen elliptisch erscheinen. In dem schmalen Durchschnitt der Lamellen gesehen, erscheinen sie wie der Durchschnitt einer bikonvexen Linse. Was ihre Lage zu den Lamellen betrifft, so sieht man sie an den Grenzen derselben, an Lamellen von kleinerem Krümmungshalbmesser, gebogen, indem sie sich dort der konvexen Grenzlinie anschmiegen. Was die Anzahl dieser Gebilde betrifft, so zählte Welcker im Mittel für 1 qmm Knochenquerschnitt 740 beim Menschen, 910 gibt Harting an. Von denselben gehen nach allen Richtungen hin, vorzugsweise aber senkrecht auf die Lamellen und in der Richtung der Markkanälchen die schon erwähnten, verzweigten und anastomosierenden Ausläufer aus. Diese bleiben aber nicht in einer Ebene, sondern verlaufen vielfach gebogen und man trifft sie darum auf einem feinen Knochenschliff der Länge und der Quere nach, sowie auch schräg durchschnitten an; sie sind ferner entweder noch im Zusammenhang mit dem entsprechenden Körperchen oder auch vereinzelt zu sehen, oder nur mit ähnlichen Kanälchen noch in Verbindung. An geeigneten Schliffen

lassen sich die feinen Kanälchen bis an die Oberfläche der Knochen oder zu den Markräumen verfolgen, wo sie offen münden oder sie gelangen an überknorpelte Knochenenden, um dort mit einem zugespitzten Ende blind aufzuhören (ROLLETT). Sie stellen also ein sehr feines und dichtes Netz dar, welches alle gefäßhaltigen Teile (Mark, HAVERSsche Kanäle, Periost) untereinander verbindet und so durchaus geeignet ist, einen alles ernährenden Säftestrom zu leiten, der in den Höhlen überall



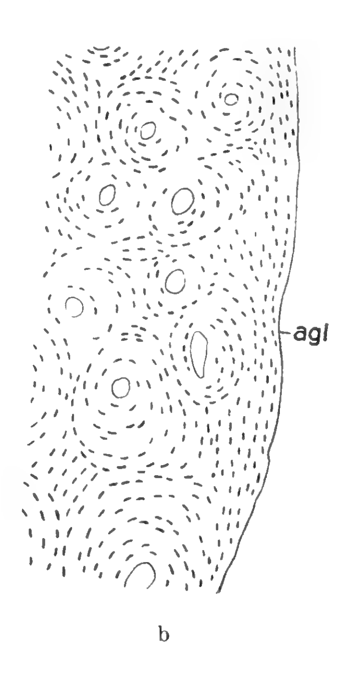


Fig. 277. a Knochenlängsschliff (Humerus, Mensch). Zwei senkrecht verlaufende HAVERSsche Kanälchen mit Nebenästen. Diese sowohl wie die kleinen Knochenhöhlen (Knochenkörperchen) mit Luft erfüllt. b Stück vom äußeren Umfang eines Querschliffes durch die Compacta eines menschlichen Humerus. c Stück vom inneren Umfang eines solches Schliffes. Man sieht die konzentrischen geschichteten, durch den Verlauf der Knochenkörperchen markierten HAVERSschen Systeme. *igl* innere Grundlamellen, *agl* äußere Grundlamellen, *il* interstitielle Lamellen. (Nach SCHIEFFERDECKER.)

die Zellen umspült. Dünne Knochenplättchen, wie die Balken der Spongiosa, die dünnen Lamellen des Siebbeines etc., welche keine Haversschen Kanäle besitzen, zeigen nur dieses Netzwerk, welches offenbar ganz die gleiche Bedeutung besitzt, wie die Plasmafäden, welche die Zellen eines Pflanzenparenchyms miteinander verknüpfen. Für den lamellös gebauten Säugerknochen hat zuerst v. Ebner (25) drei verschiedene Dimensionen am Leib der Knochenkörper unterschieden. Als flaches Ellipsoïd aufgefaßt, hat man demnach am einzelnen Körper drei Achsen zu unterscheiden. Die große Achse entspricht stets der Verlaufsrichtung der Fibrillen der Grundsubstanz. Die durch sie und die mittlere Achse gebildete Ebene verläuft der Lamellenebene parallel oder liegt in konzentrischen Lamellen tangential. In solchen bildet die kleine Achse die radiale Dickenausdehnung des Knochenkörpers; in allen Lamellen steht sie senkrecht auf deren Oberfläche und damit auch senkrecht zum Fibrillenverlauf. In bezug auf die Fortsätze ist zu bemerken, daß von den Breitseiten der Körperchen, parallel dessen kurzer Achse, nur wenig verzweigte, ziemlich gerade Ausläufer ausgehen, während von der schmalen Kante des Leibes strahlig nach allen Seiten reich verzweigte Ausläufer entspringen, die mit den in gleicher Ebene liegenden Fortsätzen benachbarter Körperchen ein äußerst dichtmaschiges Anastomosennetz bilden. Dieses für den lamellösen Knochen der Säuger typische Verhalten erleidet bei den niederen Wirbeltierklassen oft eine weitgehende Reduktion. Schon beim Vogelknochen fällt mit dem Ersatz des lamellösen, durch starkbündliges, „parallelfaseriges“ (v. Ebner) Knochengewebe häufig die Unterscheidungsmöglichkeit einer mittleren und kleinen Achse weg. In feinbündligerer Knochensubstanz, die auch beim Vogel Andeutungen lamellösen Baues zeigen kann (Extremitätenknochen vom Strauß), ist sie übrigens sehr wohlerhalten und die typische konzentrische Anordnungsweise der Knochenkörperchen nach den drei Dimensionen ihrer Körper kann den Anschein typisch lamellösen Baues hervorbringen. Mit dem Verschwinden des Unterschiedes aber wird, besonders deutlich in den Sehnenknochen, aus dem Ellipsoïd des Knochenkörperchenleibes eine häufig recht langgezogene Spindelform, von der senkrecht zu ihrer Längsausdehnung, die Ausläufer, die sich meist nicht weit verfolgen lassen, ziemlich radiär nach allen Seiten ausstrahlen. Bei vielen niederen Wirbeltieren ist ferner oft ein Unterschied zwischen großer und mittlerer Achse kaum vorhanden und das Körperchen gleichzeitig ganz flach gedrückt. Nach Ranvier (89a) sind die Knochenkörperchen bei manchen Fischen ausgezeichnet durch die Länge und Regelmäßigkeit ihrer Ausläufer, so namentlich in der Knochenplatte des Kiemendeckels der Cyprinoïden; auch lassen sich hier sehr leicht Anastomosen der einzelnen Körperchen untereinander erkennen (Fig. 278a). Ranvier ist es gelungen, das genannte System der Knochenhöhlen mit einer Farbflüssigkeit zu füllen [Anilinblau (Fig. 278b)], wobei namentlich auch der Zusammenhang der Seitenkanälchen mit den Haversschen Kanälen sehr deutlich hervortritt. Als „canalicules recurrents“ beschreibt er die Fortsätze der in der äußersten Lamelle eines Haversschen Systems gelegenen Knochenkörperchen, welche nach außen (nach der äußeren Grenze hin) sich erstreckend, vielfach umbiegen und in sich zurücklaufende Bogen bilden (Fig. 278b), anstatt mit jenen eines angrenzenden Haversschen Lamellensystems zu anastomosieren. Es geht daraus hervor, daß die Körperchen eines bestimmten Haversschen Systems bis zu einem gewissen Grade ein zusammengehöriges Ganze bilden und von der Umgebung teilweise isoliert sind. Es steht das in Uebereinstimmung mit der Auffassung, daß ein Haverssches Lamellensystem mit seinem zentralen Gefäßkanal den eigentlichen physiologischen Elementarbestandteil eines Knochens bildet. Bei manchen Tieren (Frosch) ist jeder Röhrenknochen überhaupt nur von **einem** Haversschen System gebildet. In manchen Fällen sind die Ausläufer der Knochenkörperchen nur sehr wenig entwickelt (Sklerotica von *Thynnus* nach Heinr. Müller).

Kölliker hat zuerst auf die Tatsache aufmerksam gemacht, daß es eine große Anzahl von Knochenfischen gibt, die in ihrem Skelette keine Spur von Knochenkörperchen besitzen und somit des echten Knochengewebes ganz ermangeln. Das, „was bei diesen Fischen Knochengewebe genannt worden ist, ist nichts als eine homogene oder faserige, sehr häufig von dentinartigen Röhrchen durchzogene osteoïde Substanz, die selbst zu wirklichem Zahnbein werden kann" (Kölliker). Es hat sich herausgestellt, daß es vor allem niedrig organisierte Knochenfische sind, deren Knochen der Zellen entbehren. (Alle *Acanthopterygier* mit Ausnahme von *Thynnus*, alle *Anacanthini*, *Pharyngognathi*, *Plectognathi* und *Lophobranchii;* ferner einige niedrige Ordnungen der *Physostomi*, nämlich die *Cyprinodontes*, *Esoces*, *Galaxiae*, *Scopelini*, *Chauliodontida*, *Heteropygii*, *Symbranchii*.) In allen diesen Fällen stimmen auch die Flossenstrahlen in ihrem Bau mit den Knochen des inneren Skelettes zusammen. In der Folgezeit hat diese Beobachtung Köllikers nur wenig Beachtung gefunden. Carl-Schmid-Monnard gibt an, daß

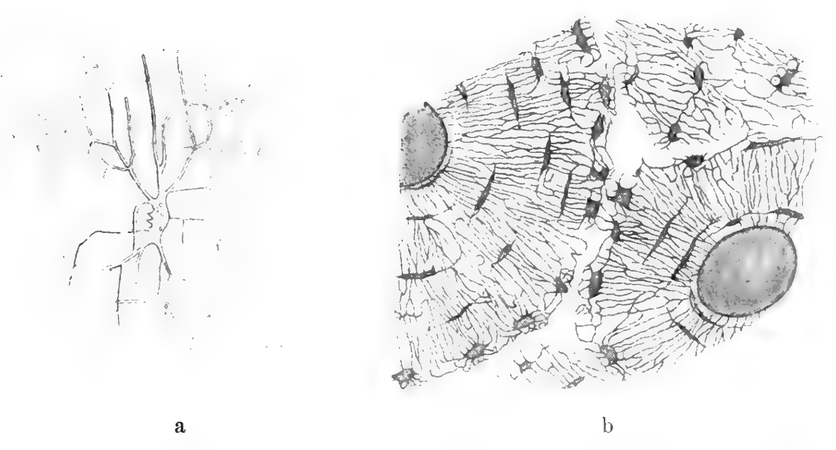


Fig. 278. a) Reich verzweigte Knochenzellen aus dem Kiemendeckel von *Cyprinus auratus* (Goldfisch). b) Teil eines Querschnittes der Subst. compacta aus dem Femur vom Menschen. Man sieht zwei Haversche Kanälchen und die Knochenkörperchen mit farberfüllten Fortsätzen. (Nach Ranvier.)

zwar bei Teleostiern die (vom Perichondrium aus) zuerst entstandenen, dem Knorpel aufgelagerten Knochenlamellen „eine homogene Masse darstellen, in welcher weder Knochenzellen noch Bindegewebsfasern vorkommen". Dagegen findet er in dem gesamten Skelette einer ganzen Anzahl von Knochenfischen, bei welchen Kölliker keine Knochenkörperchen beobachtet hatte und denen er daher „osteoïdes Gewebe" zuschreibt (*Esox, Perca, Lucioperca, Acerina vulgar, Cottus gobio, Gadus aeglefinus*, *Lota vulgaris*), „Knochenkörperchen hier und da, wenn auch in unregelmäßiger Lagerung, eingestreut in die Knochensubstanz". Stephan (105) beschreibt längs der Bälkchen osteoïder Substanz (bei Merlan), an deren Oberfläche dicht angeschmiegt, platte zarte kernhaltige Zellen, welche durch verzweigte Ausläufer miteinander zusammenhängen und das Bälkchen förmlich umspinnen. Auch läßt sich nachweisen, daß diese Zellen mit den Bindegewebszellen der Marksubstanz zusammenhängen. Auch bei anderen Teleostiern konnten dieselben Strukturverhältnisse nachgewiesen werden.

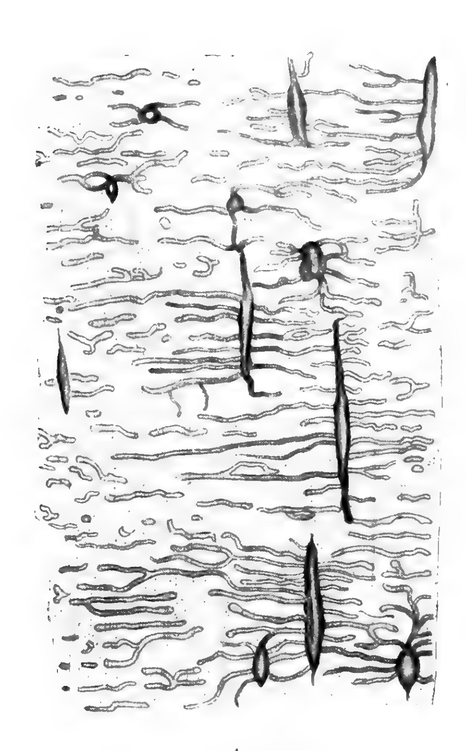
Ueber die Beschaffenheit des Inhaltes der Knochenhöhlen haben die Ansichten im Laufe der Zeit sehr gewechselt. Von Purkyně und Deutsch (89) zuerst beschrieben, wurden die „Knochenkörperchen", mit ihren Ausläufern von Joh. Müller

(MÜLLERs Arch., 1836) für ein System kalkerfüllter Räume gehalten und demgemäß als „corpuscula und canaliculi chalicophori“ bezeichnet. Später, als man sich überzeugte, daß ihr dunkles Aussehen im durchfallenden und ihr weißes im auffallenden Licht auf den Luftgehalt des trockenen Knochens zurückzuführen ist (LESSING, 66), war man geneigt, sie für ein im lebenden Knochen mit Flüssigkeit gefülltes Lückensystem zu halten. VIRCHOW gelang es zuerst, die in den Knochen enthaltenen Zellen zu isolieren (durch Mazeration in Säuren). Gegenwärtig darf es als sicher gelten, daß, wie in den Knorpel-, so auch in den Knochenhöhlen Zellen liegen, deren Form der des Hohlraumes entspricht bzw. diese direkt bedingt.

a) Der feinere Bau der Knochengrundsubstanz.

Hier ist vor allem an die Untersuchungen V. EBNERs (25) anzuknüpfen, welche die Grundlage unserer Kenntnisse bilden. An Präparaten der Compacta von Röhrenknochen größerer Säugetiere, deren Knochenhöhlen mit Balsam ganz erfüllt und daher fast unsichtbar geworden sind, bietet sich sowohl an den HAVERSschen, wie an den umhüllenden (General-)Lamellensystemen eine sehr auffallende optische Verschiedenheit im Aussehen der einzelnen Lamellen, sowohl im Quer-, wie im Längsschnitt dar. Regelmäßig abwechselnd erscheinen die einen homogen, je nach der Einstellung hell glänzend oder dunkel, die anderen matt und dunkel bei einer Einstellung, wo jene hell erscheinen und umgekehrt. Die Erklärung dieser charakteristischen Struktur, welche auf den ersten Blick an die gewisser Chitinbildungen erinnert (Fig. 279), hat zuerst V. EBNER (l. c.) gegeben, indem er zeigte, daß der auffallende Unterschied im Lichtbrechungsvermögen benachbarter Lamellen auf der Zusammensetzung derselben aus verschieden gerichteten doppelbrechenden Fibrillen beruht, die in feinen Bündeln vereinigt sind, welche einen Durchmesser von 2—3 μ besitzen.

An einem dünnen, sorgfältig polierten Querschliff eines frischen oder mazerierten Röhrenknochens lassen sich vielfach Stellen finden, an welchen die Knochenkörperchen alle senkrecht zu ihrer Längsrichtung durchschnitten sind. Bei starker Vergrößerung erscheint dann die Grundsubstanz sehr fein punktiert, während entsprechende Stellen im Längsschliff „ein System dicht gedrängter, je nach der Einstellung dunkler oder hellerer Linien zeigen, die parallel der Längsachse der Knochenkörperchen gerichtet sind, die Knochenkanälchen aber senkrecht durchkreuzen und der Grundsubstanz ein starrfaseriges Aussehen geben“ (Fig. 280 a, b). An einfach gebauten Röhrenknochen, wie z. B. dem Femur des Frosches oder den dünnen Metacarpus und Phalangenknochen der Fledermäuse, wo eine schmale Zone um die Markhöhle, ausgenommen alle Knochenkörperchen mit ihren langen Durchmessern der Knochenachse parallel gestellt sind, sieht man den Querschliff stets punktiert, den Längsschliff aber streifig, so daß an der Zusammengehörigkeit von Streifung und Punktierung gar nicht zu zweifeln ist und beides als Ausdruck einer faserigen (fibrillären) Struktur der Grundsubstanz gelten muß. Untersucht man Stellen eines Querschliffes, wo die lamelläre Struktur deutlich ausgeprägt ist, so erkennt man bei starker Vergrößerung leicht, daß die glänzend erscheinenden Lamellen, die meist schmaler sind als die matten, eine deutlich faserige Struktur zeigen, wobei die Fibrillen in der Schliffebene verlaufen, während die meist breiteren matten Lamellen punktiert erscheinen (Fig. 279). Es rührt also das verschiedene optische Verhalten benachbarter Lamellen davon her, daß die Knochenfibrillen abwechselnd in zueinander senkrechten oder nahezu senkrechten Richtungen verlaufen. Damit steht auch die Tatsache in Uebereinstimmung, daß die Richtung der Knochenkörperchen in den beiden Arten von Lamellen eine verschiedene ist, so daß sie in den punktierten Lamellen im Querschnitt, in den gestreiften dagegen im Längsschnitt zu sehen sind. „Die Tat-



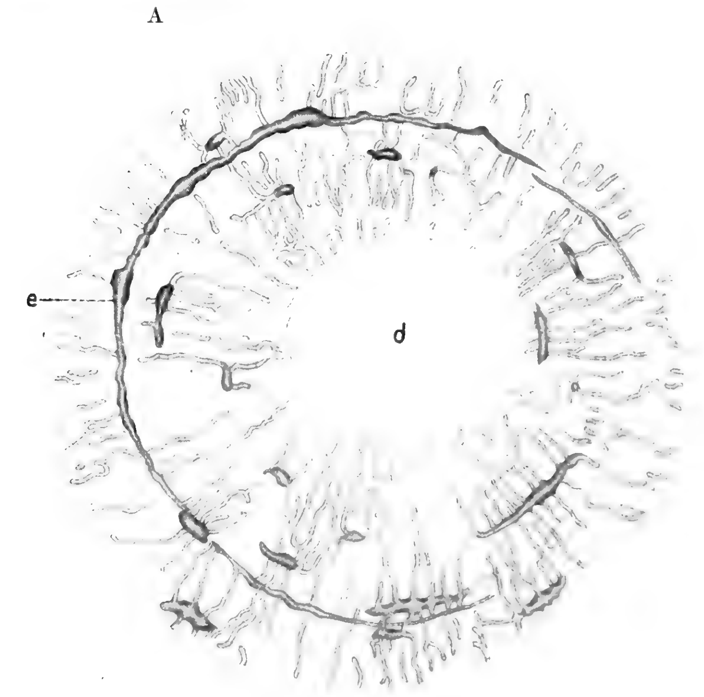


Fig. 279. A Teil eines Querschliffes durch die umfassenden Lamellen der Tibia (Mensch). In den gestreiften Lamellen stellenweise Längsprofile in dem punktierten Querschnitte von Knochenkörperchen. B Querschliff eines HAVERSschen Ringsystems aus einer menschlichen Tibia. Präparat in Wasser. *e* Spalte, durch das Schleifen entstanden, *d* Gefäßkanal. (Nach v. EBNER.)

sache, daß die Fasern in ihrem Aussehen den Bindegewebsfibrillen nicht unähnlich sind, in ihrem Verhalten gegen das polarisierte Licht (vgl. später) gleich diesen, soweit dies zu ermitteln möglich ist, sich als positiv einachsig erweisen, wobei die optische Achse in der Längsrichtung der Fäden liegt, zusammengehalten mit dem Umstande, daß aus dem Knochen sich ein Körper ausziehen läßt, der mit dem aus fibrillärem Bindegewebe gewonnenen Leim identisch ist", brachte v. Ebner auf die Vermutung, „daß die an Knochenschliffen sichtbaren Fibrillen mit den Bindegewebsfibrillen nahe verwandt, ja vielleicht mit ihnen identisch sein könnten". Da stärkere Salzlösungen das Quellen der leimgebenden Fibrillen in Säuren verhindern, so versuchte v. Ebner Knochen mit Erhaltung der fibrillären Struktur zu entkalken, und verwendete mit Vorteil eine 10—15-proz. NaCl-Lösung mit einem Zusatz von 1—3-proz.

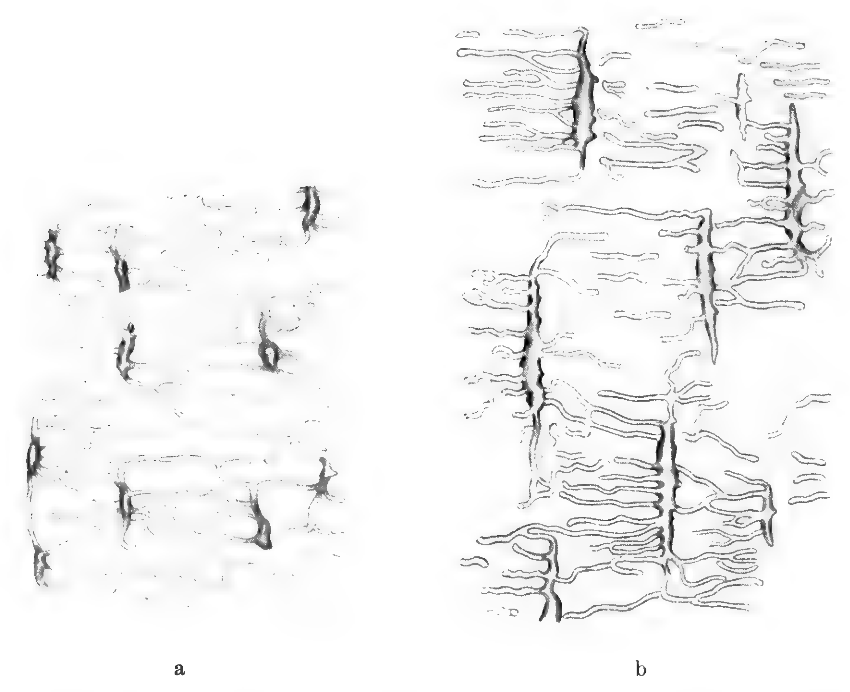


Fig. 280. a Teil eines Querschliffes einer menschlichen Tibia. Querschnitte von Knochenkörperchen; die Grundsubstanz mit Punkten, welche den Querschnitten der Knochenfibrillen entspricht. b Längsschliff der menschlichen Tibia. Die Längsstreifen entsprechen den Knochenfibrillen. (Nach v. Ebner.)

HCl. Mazerierte, weiß gebleichte Knochen behalten in solcher Säure, auch wenn sie schon ganz biegsam geworden sind, dasselbe weiße, undurchsichtige Aussehen, bei, wie vor der Entkalkung. Erst wenn die Salzlösung durch Auswaschen entfernt wurde, fingen die Knochen an, an den Rändern durchscheinend zu werden, um endlich das bekannte Aussehen des „Knochenknorpels" anzunehmen. Durch neuerliches Einbringen in die Salzlösung stellte sich alsbald wieder das weiße undurchsichtige Aussehen her. Diese Erscheinungen finden ihre vollständige Analogie im Aufquellen und Schrumpfen einer Sehne unter ähnlichen Verhältnissen. Dünne Quer- und Längsschnitte durch derart entkalkte Knochen zeigen nun ganz dieselbe fibrilläre Struktur wie Schliffe (Punktierung resp. Streifung) nur noch wesentlich deutlicher. Die Knochenfibrillen sind außerordentlich fein und

verhalten sich in ihren Reaktionen ganz wie kollagene Fibrillen; insbesondere läßt sich auch das plötzliche Zusammenschnellen beim Erhitzen an geeigneten, entkalkten Präparaten gut demonstrieren, wie z. B. am Oberschenkelknochen des Frosches, der eine fast ausschließlich der Längsachse des Knochens parallele Faserung besitzt. „Die Röhrenknochen des Menschen zeigen das Phänomen weniger schön, weil die Faserrichtungen sehr kompliziert sind und beim Zusammenschnellen ganz entgegengesetzte Zugwirkungen auftreten, die sich teilweise aufheben. Doch ist auch hier eine Verdickung in der Querrichtung und Verkürzung in der Längsrichtung deutlich zu konstatieren.“ Es kann nach alledem nicht zweifelhaft sein, daß kollagene Bindegewebsfibrillen ein wesentliches, ja man kann wohl sagen, das wesentlichste Bauelement der Knochengrundsubstanz darstellen und daß die Verschiedenheit von Knochen und Bindegewebe nur durch die Art und Weise, wie die Fibrillen untereinander verbunden sind, begründet erscheinen (v. Ebner). So wird es auch verständlich, daß nach Zerstörung der leimgebenden Substanz durch Glühen die Räume, in welchen die Knochenfibrillen eingelagert sind, als lufterfüllte Röhrchen in der trockenen Knochensubstanz erhalten bleiben. Kölliker (62) hatte dies allerdings bestritten und behauptet, an ausgekochten und geglühten Schliffen, abgesehen von zufälligen Rissen und Sprüngen, keine Luft gesehen zu haben, während v. Ebner „überall dicht gedrängte, feine punkt- und strichförmige lufthaltige Räume sieht, die vermöge ihrer Dimensionen, ihrer Zahl und Anordnung mit den Knochenfibrillen unveränderter Schliffe übereinstimmen“. Seine Ausführungen dürften die Frage wohl endgültig entschieden haben.

An mit Erhaltung der fibrillären Struktur entkalkten Knochen kann man ohne Schwierigkeit dünne Lamellenschichten isolieren und an solchen Präparaten die Anordnung der Fibrillen innerhalb der einzelnen Lamellen genauer untersuchen. Stets findet man, daß an den Rißenden derselben die Fibrillen nicht gleichmäßig hervorragen, sondern bündelweise geordnet sind. Man erkennt an geeigneten Stellen, daß die Bündel der Fläche der Lamellen entsprechend untereinander verflochten sind, so daß spitzere und stumpfere rhombische Maschen entstehen, in welchen oft die Durchschnitte von Knochenkanälchen zu sehen sind. Während also der Faserverlauf in aufeinanderfolgenden Lamellen sich zumeist unter annähernd rechtem Winkel kreuzt, verflechten sich in einer und derselben Lamelle die Bindegewebsbündel unter mehr weniger spitzen Winkeln (Fig. 281). Dieser Winkel beträgt häufig etwa 30—60°, ist aber meist geringer. Es resultiert aus dieser Struktur natürlich, wie bei Chitinpanzern (Käfer) und Molluskenschalen, deren Bau sehr bemerkenswerte Analogien bietet, eine große Festigkeit der Lamellen. Nach Kölliker ist die Verlaufsrichtung der Fibrillen am häufigsten so, daß sie sich (in benachbarten Lamellen) unter einem rechten Winkel kreuzen, dabei aber in jeder Lamelle einen Winkel von etwa 45° mit der Achse des Haversschen Kanales bilden. Sehr häufig kommt es auch vor, daß die einen Fasern quer oder nahezu quer und die anderen sehr steil ansteigend unter Winkeln von 20—30° zur Achse des Kanales verlaufen. Die Bündel treten aber auch aus der Lamellenebene teilweise heraus, um in eine nächstfolgende überzutreten.

Auf Querschnitten entkalkter Röhrenknochen von Säugetieren sieht man schon bei schwacher Vergrößerung ein System eigentümlicher, buchtiger Linien, „welche in verschiedener Richtung laufend, das Knochengewebe in eine Summe von Feldern oder Inseln zerlegen, innerhalb welcher die Knochenlamellen einen im allgemeinen gleichmäßigen Verlauf zeigen“ (Fig. 282). In diesen Linien („Kittlinien“ v. Ebners, „Grenzlinien“ Köllikers) stoßen überall die Grenzen der einzelnen Lamellensysteme (Haverssche Systeme, Schaltsysteme) aneinander, wodurch es bewirkt wird,

daß der Knochenschliff oder Schnitt mosaikartig, wie aus einzelnen Feldern oder Stücken von sehr verschiedener Form zusammengesetzt erscheint. Eine genauere Untersuchung der Grenzlinien läßt unzweifelhaft erkennen, daß längs derselben Knochensubstanz seinerzeit zerstört wurde. Dies ergibt sich vor allem aus der Betrachtung solcher Stellen, wo Haverssche Lamellensysteme mit Schaltsystemen zusammenstoßen. „An der äußeren Seite des Haversschen Systems erleiden die Schaltlamellen eine plötzliche Unterbrechung, die um so schärfer hervortritt, je weniger die Richtung derselben mit dem Verlaufe der Kittlinie übereinstimmt" (Fig. 281 B, C). Der Eindruck, als wären die Schaltlamellen längs einer

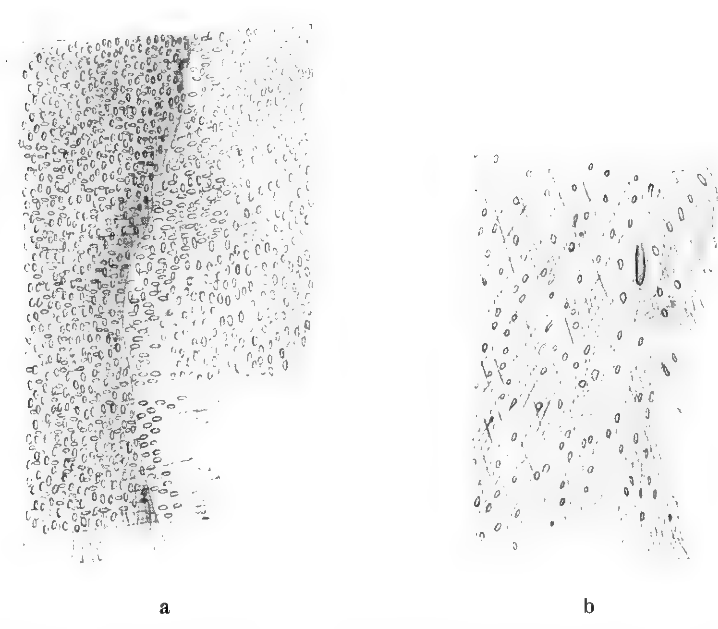


Fig. 281. a Drei Lamellen von den äußeren Generallamellen eines entkalkten Knochens (Humerus) vom Menschen. Die Fibrillenbündel in den aufeinanderfolgenden Lamellen kreuzen sich unter rechten Winkeln. Die ovalen Lücken in den Lamellen sind Durchschnitte von Knochenkanälchen. b Lamelle von einem in salzsäurehaltiger Kochsalzlösung entkalkten Mittelhandknochen (Mensch). Die Fasern bilden durch Kreuzung rhombische Maschen. (a nach Kölliker, b nach v. Ebner.)

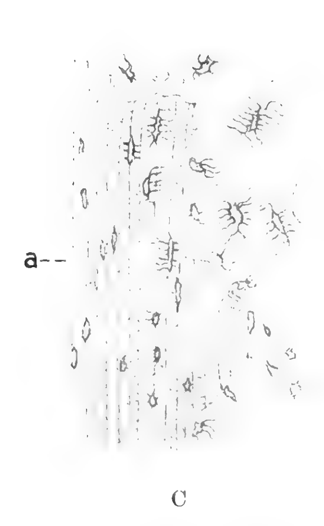
solchen Kittlinie mit einem scharfen Instrumente abgeschnitten, wird noch verstärkt, wenn man da und dort bemerkt, daß einzelne weiter vorspringende Buckel der Kittlinie Lamellen unterbrechen, welche dann jenseits des Buckels genau in derselben Richtung und in derselben Breite weiterziehen. Die Knochenkörperchen erscheinen an solchen Grenzlinien wie abgeschnitten (auf Seite der Schaltlamellen); auf der anderen Seite der Kittlinie dagegen reichen die Knochenkörperchen nicht bis an die Linie heran, sondern lassen einen mehr weniger breiten hellen Saum frei, in dessen Bereiche sich die Kanälchen (wie dies auch Ranvier geschildert hat) umbiegen, „so daß diese der Kittlinie zugekehrte Seite der Knochenkörperchen mit zurücklaufenden, schlingenförmigen Kanälchen besetzt ist".

Jede Kittlinie ist gleichzeitig Resorptionslinie für ein Feld und Appositionslinie für das angrenzende. Da die Kittlinien an Längs- und Querschnitten gesehen werden können, so folgt, daß sie Durchschnitten von Flächen entsprechen. Die Kittlinien des Durchschnittes entsprechen also Kittflächen in einem größeren Stücke



Fig. 282. A Querschnitt durch die Wand einer mit salzsäurehaltiger Kochsalzlösung entkalkten menschlichen Tibia. Zwischen HAVERSschen Systemen sieht man (*b*, *g*, *h*) Schaltlamellensysteme. Kittlinien und Knochenstruktur deutlich hervortretend. B Querschliff durch einen menschlichen Mittelhandknochen. Nach einem mit hartem, durch Erhitzen flüssig gemachtem Canadabalsam infiltrierten Präparat. Man erkennt sehr deutlich die mosaikartige Zusammensetzung der Knochensubstanz aus durch Kittlinien getrennten Stücken. C Querschnitt einer entkalkten menschlichen Tibia. *a* umfassende Lamellen. Rechts HAVERSsche Systeme, durch „Kittlinien" scharf abgesetzt und die umfassenden Lamellen teilweise unterbrechend. (Nach V. v. EBNER.)





des Knochengewebes, deren eine Seite den Charakter einer Resorptionsfläche hat und an welchen dann andererseits auf durch Resorption teilweise zerstörte Knochensubstanz neue aufgelagert wird.

Es ergibt sich aus dem Vorstehenden, „daß die Knochen des erwachsenen Menschen aus einer Unzahl kleiner Gewebsstücke sich aufbauen, welche von sehr

mannigfaltiger Gestalt und von unebenen unregelmäßigen Flächen begrenzt sind. Dieselben hängen nur teilweise durch Knochenfaserbündel miteinander zusammen; größtenteils sind sie aber völlig voneinander unabhängig und nur durch einen festen Kitt verbunden" (v. Ebner).

Als Sharpeysche Fasern („perforating fibrés", Sharpey 1856) werden Bindegewebsfibrillenbündel bezeichnet, welche vom Periost aus mehr oder weniger weit in den Knochen eindringen, indem sie die äußeren Grenzlamellen und die echten interstitiellen Lamellen durchbohren. Sie sind von sehr verschiedener Dicke und entweder unverkalkt geblieben oder teilweise verkalkt. Am entkalkten Knochen vermag man diese Fasern durch Zerzupfung zu isolieren (vgl. Kölliker, Histologie I).

Wesentlich anders als das Knochengewebe der Säugetiere verhält sich jenes der Vögel. „Betrachtet man einen Querschnitt aus der Mitte einer in HCl-haltiger NaCl-Lösung entkalkten Tibia eines alten Hahnes (Fig. 283), so fallen zunächst die zahlreichen und sehr engen Haversschen Kanälchen auf. In einiger Entfernung vom Lumen sieht man, wiewohl minder deutlich als bei Säugetierknochen, schwach buchtige Kittlinien als Grenzen der einzelnen Haversschen Systeme. Besonders bemerkenswert ist das fast durchgängige Fehlen der lamellären Struktur. Man sieht vielmehr die ganze, einem Haversschen System entsprechende Knocheninsel aus lauter kleinen polygonalen Feldchen zusammengesetzt, welche Durchschnitten von Fibrillenbündeln entsprechen. Diese Bündel sind unter äußerst spitzen Winkeln miteinander verwebt. Die Knochenkörperchen sind demgemäß nicht wie im Säugetierknochen reihenweise dem Lamellenzuge gemäß gerichtet, sondern mehr unregelmäßig verteilt und mit Ausläufern versehen, welche sich nach allen Richtungen zwischen den Fibrillenbündeln verlieren. Aehnlich gebautes Knochengewebe findet sich nach v. Ebner, wenn auch in sehr beschränkter Verbreitung, als Uebergang zum lamellösen Knochengewebe in fötalen und kindlichen Knochen beim Menschen. Das Gewebe erinnert einigermaßen an die Sehnen, doch sind die Fibrillenbündel von großer Feinheit und alle gleichwertig; eine Gliederung in I. und II. Bündel, sowie einscheidende Faserzüge fehlen. Größer noch ist die Aehnlichkeit mit gewissen Bindegewebsknorpeln. v. Ebner schlug vor, dieses Knochengewebe als



Fig. 283. Querschnitt durch die Tibia eines Haushahnes, *a* innere der Markhöhle zugewendete Seite des Knochens, *c* äußere Seite, *b* Gefäßkanal der Länge nach angeschnitten. Bei *a* durchkreuzen sich lamellenartige Faserschichten, die vielfach durch Anastomosen zusammenhängen. (Nach v. Ebner.)

„parallelfaseriges“ zu bezeichnen. Wie man sieht, ist das wesentlichste Resultat der Untersuchungen v. Ebners in dem Nachweis gegeben, daß das einzige konstante Formelement des Knochens die leimgebende, selbst unverkalkte Fibrille ist, so daß sich das Knochengewebe mit Fug und Recht unter diejenigen Gewebeformen einreihen läßt, welche man unter dem Namen fibrilläres Bindegewebe zusammenfaßt. Was aber alle Formen des Knochengewebes von anderen, aus fibrillärem Bindegewebe bestehenden Gewebeformen unterscheidet, ist die die Fibrillen zusammenhaltende Kittsubstanz, welche durch ihren hohen Gehalt an phosphorsauren und kohlensauren alkalischen Erden ausgezeichnet ist. Die Zellen an sich bieten vom rein histologischen Standpunkt aus nichts Charakteristisches. v. Ebner gelangt daher zu folgender Definition des Knochengewebes: „Das Knochengewebe besteht aus leimgebenden Fibrillen, die durch eine starre, die sogenannte Knochenerde enthaltende Kittsubstanz verbunden werden, in welcher verschieden gestaltete anastomosierende Hohlräume eingegraben sein können, die Zellen oder Zellausläufer enthalten.“

Wie kaum anders zu erwarten war, hat Bütschli seine Wabentheorie auch auf das Knochengewebe auszudehnen versucht und auf Grund der Untersuchung vieler Präparate vom menschlichen Femur, sowie der Schuppen von *Lepidosteus* eine globulitisch-wabige Struktur behauptet. Sein Schüler Nowikoff (85) hat dann später eine ausführliche Arbeit veröffentlicht, in der er zu beweisen sucht, daß die Knochengrundsubstanz aus Globuliten besteht, die aus den an leimgebende Substanz gebundenen Erdsalzen bestehen und überall zusammenhängen, aber von feinen Waben durchsetzt sind. Die Wabenräume sind nach Nowikoff nicht kugelig, sondern in der Richtung der optischen Achse etwas verlängert. Dementsprechend zeichnet er an Querschnitten in den von v. Ebner als punktiert bezeichneten Lamellen rundliche, verwaschene, seitlich zusammenhängende, helle Flecken, die Globuliten, und dazwischen dunkle, ebenfalls verwaschene Punkte, die Waben. An v. Ebners gestreiften Lamellen erscheinen bei Nowikoff die Globuliten stellenweise in Reihen zusammenfließend, dazwischen, als mehr weniger verlängerte, dunkle Flecken die Waben. Es ist offenbar, daß die Globuliten dem entsprechen, was v. Ebner als kalkhaltige Kittsubstanz betrachtet, die „Waben“ aber den Fibrillen (zit. nach v. Ebner). v. Ebner hat in einer, wie ich meine, entscheidenden Weise das Irrtümliche dieser Auffassung dargetan (31) und ich darf wohl auf seine diesbezüglichen Ausführungen verweisen. Von einem wabig-globulitischen Bau der Knochengrundsubstanz läßt sich höchstens insofern reden, als die von Erdsalzen erfüllte Kittsubstanz in der Tat eine von Hohlräumen durchsetzte, überall zusammenhängende Masse darstellt, die, abgesehen von den Knochenlakunen (Zellräumen) und ihren Kanälchen (Ausläufern) von unzähligen Röhrchen durchsetzt ist, in welchen die leimgebenden Fibrillen liegen (v. Ebner).

Zur Struktur des Knochengewebes in nächster Beziehung stehen die optischen Eigenschaften, zu deren Betrachtung wir uns jetzt wenden.

B. Das optische Verhalten des Knochengewebes.

Es muß gleich an die Spitze gestellt werden, daß die Untersuchung des Knochengewebens im polarisierten Licht „die einzige zurzeit vorhandene zuverlässige Methode darstellt, mit der sich ein tieferer Einblick nicht nur in die vorhandene Struktur des Knochens, sondern auch ganz unmittelbar in die in ihm wirksamen mechanischen Lokalbedingungen gewinnen läßt“ (W. Gebhardt). „Wer mit den Polarisationserscheinungen des Knochengewebes einigermaßen vertraut ist, kann bei Knochenuntersuchungen aus denselben oft leicht

auf vorhandene Strukturverhältnisse schließen, die vielleicht sonst nur durch umständliche und mühsame Präparation nachzuweisen sind" (SCHAFFER).

Die ersten Untersuchungen über die optischen Eigenschaften des Knochengewebes verdanken wir W. MÜLLER und VALENTIN, deren Resultate freilich in Widerspruch miteinander stehen. Während W. MÜLLER behauptet, die Knochengrundsubstanz sei + einachsig, mit den HAVERSschen Kanälchen parallel gerichteter Hauptachse, vermutet VALENTIN auf Grund seiner Beobachtungen, die Knochensubstanz sei — einachsig mit senkrecht auf die Lamellen gerichteter Hauptachse. Später hat v. EBNER die richtige Deutung gegeben. Als einfachstes Objekt empfiehlt sich der Oberschenkel des Frosches, dessen Markraum mit der umgebenden Knochenmasse sozusagen einem einzigen HAVERSschen System entspricht. Ein Querschliff durch die Mitte des Knochens zeigt einen kompakten Knochenring, der zu innerst die Durchschnitte ziemlich regelmäßig konzentrisch gelagerter Lamellen erkennen läßt. Sieht man von den innersten, die Markhöhle umgebenden Lamellen ab, in welchen die Knochenkörperchen mit ihren langen Durchmessern senkrecht auf der Längsrichtung des Knochens stehen, so zeigen alle folgenden, die Hauptmasse des Knochens bildenden Lamellen, Knochenkörperchen, die mit ihren langen

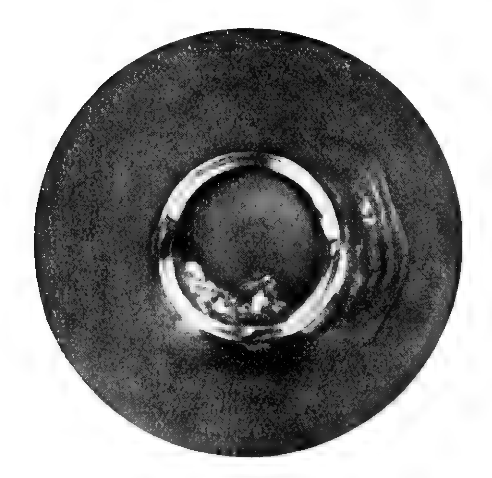


Fig. 284. Querschliff aus der oberen Hälfte eines Oberschenkels vom Frosch zwischen gekreuzten Nicols. Der innere Knochenring erscheint hell. Nur an vier etwa um Winkel von je 90° voneinander entfernten Ringabschnitten, deren Tangenten den Polarisationsebenen parallel laufen, befinden sich dunkle Flecken; der äußere Knochenring erscheint, einige Stellen in den beiden rechtsseitigen Quadranten ausgenommen, fast gleichmäßig dunkel. (Nach V. v. EBNER.)

Durchmessern der Knochenachse parallel oder nur wenig gegen dieselbe geneigt verlaufen, und es wurde früher schon erwähnt, daß demgemäß auch die leimgebenden Fibrillen der Grundsubstanz parallel der Knochenachse gerichtet sind. Bringt man nun einen Querschliff zwischen gekreuzte Nicols, so zeigt derselbe folgende Erscheinungen: Die innersten Lamellen des Knochenringes leuchten dort, wo die Tangente des Ringes unter ± 45° dahingeht, hell auf, erscheinen dagegen schwarz dort, wo die Tangente unter 0° und 90° orientiert ist. Dieser innerste Ring im ganzen betrachtet, zeigt also ein dunkles Kreuz auf hellem Grunde, dessen beide Arme, wenn der Ring genau kreisförmig ist, unter 0° und 90° orientiert sind (Fig. 284). Es erklärt sich dies einfach dadurch, daß in diesen innersten Lamellen, wo der lange Durchmesser der Knochenkörperchen (bzw. die Richtung der Fibrillen der Grundsubstanz) tangential und senkrecht oder fast senkrecht zur Knochenachse verläuft, auch die lange Achse des Elastizitätsellipsoïds in derselben Richtung dahingeht (v. EBNER). Der viel dickere, äußere Teil des Knochenringes erscheint in der Regel fast gleichmäßig dunkel und bleibt auch so beim Drehen des Schliffes um die Vertikalachse; er wirkt also wie eine isotrope Substanz und verhält sich wie ein zur optischen Achse senkrecht ge-

schliffenes dünnes Plättchen eines einachsigen Kristalles. Dieses Verhalten gestattet daher mit Rücksicht auf die schon erwähnte Tatsache, daß die längste Elastizitätsachse jedenfalls parallel dem langen Durchmesser der Kochenkörperchen resp. der Längsachse der Fibrillen verläuft, den Schluß, daß die Knochensubstanz positiv einachsig ist. Aehnlich wie die Oberschenkelknochen des Frosches verhalten sich auch die dünnen Metacarpalknochen und Phalangen in der Flughaut der Fledermäuse. „In diesen Knochen existiert außer der Markhöhle kein anderer blutführender Kanal, die Markhöhle ist rings von kompakter Knochensubstanz umgeben. Nur die innerste, unmittelbar an die Markhöhle grenzende Knochenschicht ist von Lamellen gebildet, welche schief und zirkulär verlaufende Fibrillen enthalten und daher im ganzen auf dem Querschnitt zwischen den Nicols das bekannte Kreuz geben, welches man häufig an Querschnitten HAVERSscher Lamellensysteme von Säugetierknochen beobachtet. Die übrige Knochensubstanz besteht aus Lamellen, deren Fibrillen nahezu parallel der Längsachse des Knochens verlaufen. Es erscheint daher der Querschliff, die erwähnte dünne innere Schicht ausgenommen, nahezu neutral“ (V. EBNER). Bei Anwendung eines Gipsplättchens Rot I. Ordnung, erscheinen die innersten Lamellen eines solchen Knochenschliffes an den Stellen, wo die Knochenkörperchen mit ihren langen Durchmessern in den Azimuten 0 und 90° verlaufen, in der Farbe des Gipsgrundes. „Dieser innere Teil des Ringes gibt also im ganzen betrachtet, nach der Ausdrucksweise VALENTINS, ein negatives Kreuz, indem die beiden mit ihrer Halbierungslinie in der Richtung des Hauptschnittes der Gipsplatte orientierten Ringquadranten in sinkender, die beiden mit ihrer Halbierungslinie senkrecht zum Hauptschnitt gestellten Quadranten dagegen in steigenden Interferenzfarben leuchten. Die Erklärung ergibt sich nach dem Gesagten leicht, wenn man die Lage der wirksamen Elastizitätsellipsen in den innersten Knochenlamellen und in der Gipsplatte berücksichtigt.“ ... Was nun den äußeren größeren Teil des Knochenringes anbelangt, so verhält sich derselbe nach V. EBNER auf der Gipsplatte niemals ganz neutral. Er gibt in der Regel auch ein negatives Kreuz, wie die innersten Lamellen, „nur ist hier in diesem äußeren Ringabschnitte das Steigen und Sinken der Interferenzfarben so unbedeutend, daß es im Vergleich zu den brillanten Farben des inneren Ringabschnittes kaum merklich ist ... Bisweilen, obwohl seltener, bekommt man Querschliffe, die gerade entgegengesetzte Erscheinungen zeigen, nämlich ein schwach positiv gefärbtes Kreuz. Die Interferenzfarbe steigt nämlich ein wenig dort, wo der Durchmesser des Ringes mit dem Hauptschnitt des Gipses zusammenfällt, sinkt dagegen ein wenig, wo der Durchmesser senkrecht zu demselben gerichtet ist. Untersucht man solche Querschliffe mit stärkeren Vergrößerungen, so überzeugt man sich, daß die Scheiden der Knochenkanälchen verhältnismäßig positiv wirken, während die übrige Knochengrundsubstanz ganz neutral zu sein scheint. Diese Knochenkanälchenscheiden erscheinen nämlich Violett II. Ordnung bis Blau II. Ordnung, wenn die Knochenkanälchen dem Hauptschnitte des Gipses parallel unter $+45^0$ dahingehen, dagegen Rot I. Ordnung bis Orange I. Ordnung, wenn sie unter -45^0 dahingehen. Es sind also in den Scheiden der Knochenkanälchen die doppeltbrechenden Elemente anders orientiert, als in der übrigen Knochengrundsubstanz, eine Tatsache, die zwar an und für sich sehr interessant ist, allein eine genaue Bestimmung der optischen Achse des Knochengewebes unmöglich macht, da wir nunmehr wissen, daß selbst in den kleinsten Schliffabschnitten die Lage des Elastizitätsellipsoïds innerhalb kurzer Strecken wechselt“ (V. EBNER). Im allgemeinen aber lassen sich alle **wesentlichen** Erscheinungen, welche das Knochengewebe im polarisierten Lichte darbietet, ungezwungen unter der Voraussetzung erklären, daß das der Knochensubstanz zukommende Elastizitätsellipsoïd ein an den Polen verlängertes Rotationsellipsoïd ist, wie es + einachsigen Kristallen entspricht, dessen Rotationsachse

mit der Achse der Knochenfibrillen zusammenfällt. Nach Gebhardt (41) läßt ein mit Balsam gehörig imbibierter luftfreier Querschliff durch den Femur eines Frosches drei Schichten zwischen gekreuzten Nicols erkennen. Eine innere, die ein starkes und eine mittlere, die ein schwaches „negatives" Kreuz liefert; die äußerste Zone erweist sich so gut wie nicht doppelbrechend im Querschliff. Längsschliffe zeigen durchaus starke Doppelbrechung mit Longitudinalorientierung der optischen Achsen.

Querschliffe der Sehnenknochen am Bein von *Phoenicopterus* verhielten sich entsprechend dem Längsverlauf der Fibrillen optisch fast ganz neutral. Längsschliffe zeigten intensive Doppelbrechung mit Längsstand der optischen Achse. Untersucht man einen radialen Längsschliff des Froschoberschenkels zwischen gekreuzten Nicols, so überzeugt man sich, daß derselbe, wie zu erwarten war, wenn er genau nach dem langen Durchmesser der Knochenkörperchen, der in diesem Falle mit der Fibrillenachse parallel verläuft, orientiert wird, bei 0° und 90° dunkel, bei ± 45° aber im Maximum hell erscheint; dasselbe Verhalten zeigen ebenso auch tangentiale Längschliffe. Eine besondere Berücksichtigung verdienen noch die Erscheinungen, welche an Längsschliffen des Froschoberschenkels in der innersten am Querschnitte horizontalfaserigen Knochenlage auftreten. An radialen Längsschliffen wird diese senkrecht zur Faserrichtung durchschnitten und muß daher ein ähnliches optisches Verhalten zeigen, wie die äußeren Knochenlagen im Querschnitte. Es werden daher jene Lamellen im Längsschnitt die Farbe des Sehfeldes beim Drehen um die Vertikalachse nur wenig ändern, doch immerhin mehr als die äußere Knochenzone im Querschnitt, da die Fibrillen in den innersten Lamellen zum Teil in stark wechselnden Richtungen verlaufen. Die Beobachtung ergibt, diesen Voraussetzungen entsprechend, eine im Vergleich zum Längsschliff der äußeren Knochenzone nur schwach doppelbrechende Wirkung dieser innersten Lamellen, wenn sie parallel zur Knochenachse senkrecht durchschnitten sind.

An tangentialen Längsschliffen, in welchen die innersten Lamellen neben äußeren mehr weniger vollkommen mit ihrer Fläche in die Schliffebene fallen können, hat man mitunter Streifen von Knochensubstanz nebeneinander, in welchen die Fibrillen und daher auch die optischen Achsen senkrecht gegeneinander gerichtet sind. Die beiden Streifen müssen daher gerade entgegengesetzte Interferenzfarben zeigen. Man sieht auch in der Tat, wenn die Streifen unter ± 45° über der Gipsplatte orientiert sind, den einen in der Additions-, den anderen in Subtraktionsfarben und zwar immer denjenigen Streifen in der steigenden Farbe, dessen Fibrillen dem Hauptschnitt des Gipses gleichgerichtet sind. An tangentialen Längsschliffen kann aber auch eine Schicht Knochensubstanz mit querlaufenden, über oder unter einer Schicht Knochensubstanz mit längsverlaufenden Knochenkörperchen (Fibrillen) liegen. Sind diese Schichten gleich dick, so müssen sie sich in ihrer doppelbrechenden Wirkung gegenseitig aufheben und der Schliff wird in allen Azimuten neutral erscheinen. Dies läßt sich nun in der Tat beobachten, wenn auch immer nur an beschränkten Stellen, in deren Umgebung steigende und sinkende Interferenzfarben verschiedenster Art fleckenweise zu sehen sind. Auf die Beobachtung derartiger (seltener) Fälle gründete Valentin (l. c.) seine Annahme, die optische Achse der Knochengrundsubstanz stehe senkrecht auf den Lamellen (v. Ebner). Die optischen Erscheinungen, wie sie sich am Froschoberschenkel konstatieren lassen, können nun als Ausgangspunkt zur Erklärung der Erscheinungen dienen, welche man an komplizierter gebauten Knochen beobachten kann. Nach Valentin (113) zeigt jeder senkrecht zur Achse geführte Querschnitt eines Haversschen Lamellensystemes im polarisierten Lichte „ein regelmäßiges, bei allen Drehungen gleich bleibendes Kreuz, dessen Arme sich bei ihrer Verlängerung im Mittelpunkt des Lumens des Markkanales schneiden (Fig. 285). Allein die wenigsten konzentrischen Blättersysteme, die in einem solchen queren Knochenschliff bemerkt werden, erfüllen die Be-

dingung der genau senkrechten Stellung auf der Längsachse des Markkanales. Man findet daher oft, daß sich die verlängert gedachten Kreuzesarme schiefwinklig treffen und die beiden spitzen und stumpfen Winkel mit den Azimuten wechseln. Es gibt daher eine Stellung, in der alle 4 Winkel Rechte bilden. Ein oder zwei Kreuzesarme erscheinen bisweilen blasser als die übrigen. Ihre Intensität ändert sich mit der Azimutstellung oder es treten nur zwei dunkle Linien statt vier auf; die Aeste des Kreuzes besitzen ungleiche Längen, vorzugsweise bei elliptischer Verteilung der Blätter oder in schiefen Schnitten" (VALENTIN).

Nicht immer jedoch zeigen die Querschnitte HAVERSscher Lamellensysteme Kreuze. „Nimmt man einen dünnen, sorgfältig polierten Querschliff eines Röhrenknochens und bringt denselben in einem Tropfen Wasser unter das Deckglas, so findet man ohne Mühe zahlreiche Stellen, welche beim Drehen zwischen gekreuzten Nicols unter allen Azimuten dunkel erscheinen. Die dichte Punktierung solcher Stellen im gewöhnlichen Lichte zeigt, daß die Knochenfibrillen hier quer durchschnitten sind (v. EBNER). Auch über einem Gipsplättchen Rot I. Ordnung untersucht, wirken solche Stellen neutral oder fast neutral, wie die äußeren Lamellen des Froschoberschenkels. Hat man es mit schiefen elliptischen Durchschnitten von HAVERSschen Lamellensystemen zu tun, die im reinen Querschnitt neutral wirken würden, so zeigen dieselben, wenn sie mit der langen Achse der elliptischen Schnittfläche unter + 45° orientiert werden, steigende, unter — 45° sinkende Interferenzfarben und zwar Farben, die über die ganze Ellipse gleichmäßig verbreitet sind (v. EBNER). Ebenso würden sich neutral wirkende Querschliffe HAVERSscher Lamellensysteme beim Drehen um die Horizontalachse verhalten.

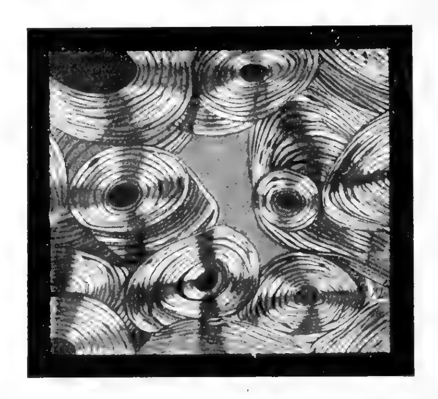
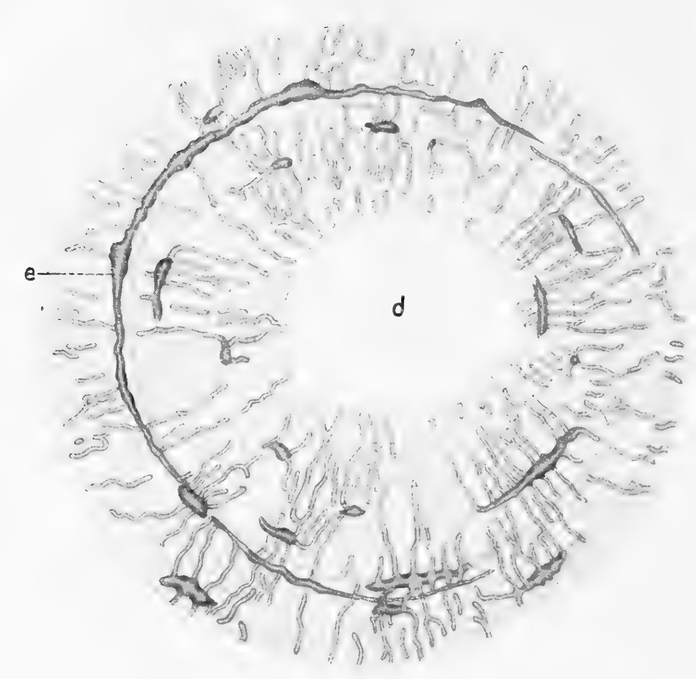


Fig. 285. Knochenquerschnitt (Femur vom Menschen) im polarisierten Lichte mit den „Kreuzen" der HAVERSschen Lamellensysteme. (Nach RANVIER.)

Wählt man zur Untersuchung eine Partie eines Knochenquerschliffes, wo die lamelläre Schichtung der HAVERSschen Systeme eine sehr ausgeprägte ist, so treten, wie schon erwähnt, zwischen gekreuzten Nicols charakteristische Kreuzfiguren hervor, deren Entstehung sich durch die verschiedene Verlaufsrichtung der Fibrillen innerhalb von je zwei aufeinanderfolgenden Schichten erklärt. Wie schon erwähnt, erscheinen die Querschnitte der Lamellen schon im gewöhnlichen Licht abwechselnd glänzend und matter, stärker und schwächer lichtbrechend, wobei die ersteren von Fibrillen herrühren, welche mehr weniger in der Schliffebene verlaufen, während die meist breiteren matten Streifen punktiert sind. Im polarisierten Licht erscheinen nur die glänzenden streifigen Lamellen doppeltbrechend, während die matten, exquisit punktierten Lamellen unter allen Azimuten zwischen gekreuzten Nicols dunkel bleiben Fig. 286 A, B). Die Anwendung des Polarisationsmikroskops gestattet ferner nunmehr auch in Knochenpartien, welchen in gewöhnlichem Lichte die lamellöse Struktur zu fehlen scheint, eine Schichtung zu erkennen, die sich jetzt schon bei ziemlich geringen Vergrößerungen bei der Anwendung der Gipsplatte Rot I. Ordnung bemerkbar macht. An Querschliffen der Kieferknochen vom Kabeljau fand GEBHARDT (l. c. I, p. 463) eine sehr ausgezeichnete konzentrische Schichtung, deren Verhalten im polarisierten Licht jedoch darauf hinwies, daß sie nicht durch regel-

A



B

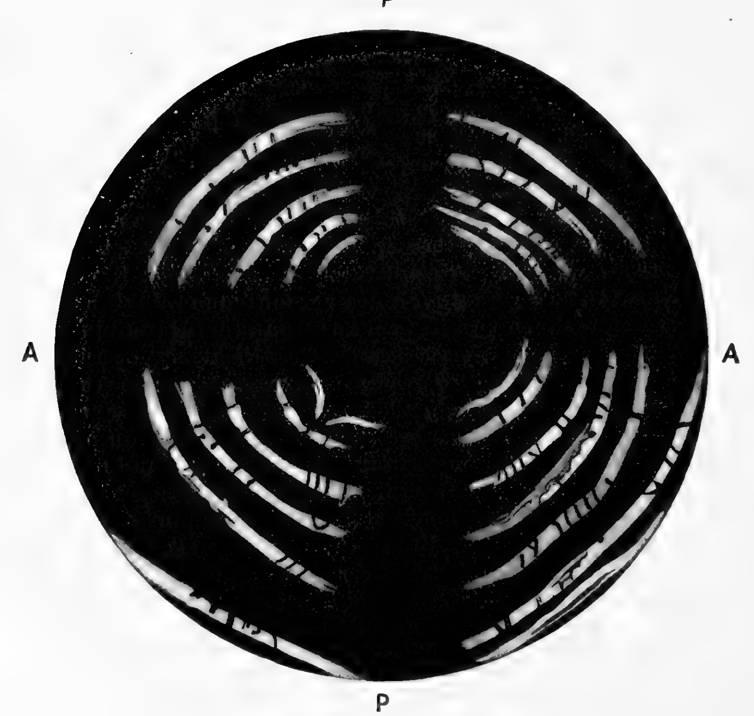


Fig. 286.

Fig. 286 A. Querschnitt eines HAVERSischen Ringsystems aus der Tibia (Mensch). Präparat im Wasser. Streifige Lamellen da und dort Knochenkörperchen enthaltend, die im Längsprofil zu sehen sind, während sie in den punktierten Lamellen im Querschnitt erscheinen. *e* Spalte, durch das Schleifen entstanden, *d* Gefäßkanal. B Dasselbe Präparat zwischen gekreuzten Nicols. Nur die streifigen Lamellen erscheinen dort, wo sie mit den Polarisationsebenen Winkel bilden, hell, die punktierten aber überall dunkel. *AA* Richtung der Polarisationsebene des Analysators, *PP* des Polarisators. (Nach V. v. EBNER.)

mäßiges Alternieren der Fibrillenrichtung bedingt ist. Dagegen zeigten sich um die Gefäße hier und da Polarisationsbilder, die abwechselnd einfach brechende und tangentiales Kreuz zeigende konzentrische Schichten nachweisen.

Wie man sieht, handelt es sich hier um Erscheinungen, welche bis in Einzelheiten dem optischen Verhalten gewisser geschichteter Chitinbildungen entsprechen, eine Analogie, die gewiß im höchsten Grade beachtenswert erscheint. Bei den Flügeldecken mancher Käfer, wo sich, wie ich zeigen konnte, typische HAVERSische Lamellensysteme in prachtvoller Entwicklung finden, könnte man bis auf den Mangel einer Mineralinkrustation geradezu von „Chitinknochen“ sprechen.

Wie früher schon erwähnt wurde, verlaufen die Fibrillen in einer einzelnen HAVERSschen Lamelle in der Regel mehr oder weniger stark geneigt gegen die Längsachse des Systems, so daß sie eigentlich Spiralen beschreiben. Dies hat natürlich charakteristische Polarisationserscheinungen zur Folge, die namentlich von GEBHARDT (l. c.) eingehend studiert worden sind. Die beifolgenden Figg. 287 A, B mögen zur Erläuterung der betreffenden Verhältnisse dienen. In demselben ist die bei Untersuchung mit einem Gipsplättchen Rot I. Ordnung gewöhnlich auftretende Additionsfarbe Blau durch wagerechte Schraffierung, die Subtraktionsfarbe Gelb durch Punktierung, Helligkeit durch Weiß (leere Fläche), Dunkelheit durch Schwarz (gekreuzte Schraffierung) und Rot I. Ordnung (Grundfarbe) durch senkrechte Schraffierung angedeutet. Hat man eine Lamelle (Röhre) mit schwach ansteigendem Fibrillenverlauf (Fig. 287 A), so entstehen Polarisationsbilder, wie sie b ohne und c mit Gipsplättchen darstellen; in a (bei gewöhnlichem Lichte) sehen wir entsprechend dem früher Gesagten die lange Achse der Knochenkörperchen in der Fibrillenrichtung liegen, sie und die mittlere gleichzeitig parallel den Röhrenoberflächen, die kleine Achse senkrecht zu den letzteren. Die Fibrillen erscheinen in der Wandflächenansicht in der Mitte fast quer gerichtet, nach den Rändern zu mehr und mehr verkürzt (gegen die Objektebene geneigt) und immer steiler aufgerichtet. In den radial längsdurchschnittenen Wandpartien sind sie am meisten verkürzt, ihre stark verkürzten Projektionen auf die Bildebene liegen aber nun alle parallel der Röhrenachse. Der Querschnitt zeigt lange zirkuläre Projektionen der Fibrillen (entsprechend dem Bilde der „gestreiften Lamellen“ v. EBNERS). Für gekreuzte Nicols (b) ergibt sich daher bei Diagonalstellung der Röhrenachse sowohl für die Flächenansicht wie für den radialen Wanddurchschnitt Helligkeit, nur eine Randzone des von der Innenfläche gesehenen Wandteiles erscheint dunkel, nämlich diejenige Stelle, wo bei der allmählichen Aufrichtung der Fibrillenprojektionen diese die Auslöschungsstellung passieren, d. h. scheinbar in der Objektebene unter 45° geneigt zur Röhrenachse liegend in die Analysator- oder Polarisationsebene fallen. Auf dem Röhrenquerschnitt (b) erscheint entsprechend dem fast zirkulären Faserverlauf ein schönes Polarisationskreuz.

Nach Einschaltung des Gipsplättchens erscheint alles, was in (b) dunkel war, hier rot (Fig. 287 A c), in den hellen Partien von (b) aber unterscheidet man jetzt sofort die beiden möglichen Lagen durch Additions- und Subtraktionsfarben. Da in unserem Schema die Hauptschwingungsrichtung des Gipsplättchens (Pfeil) im Längsschnitt parallel der Rohrachse liegt, so erscheint die Flächenansicht der Wand sub-

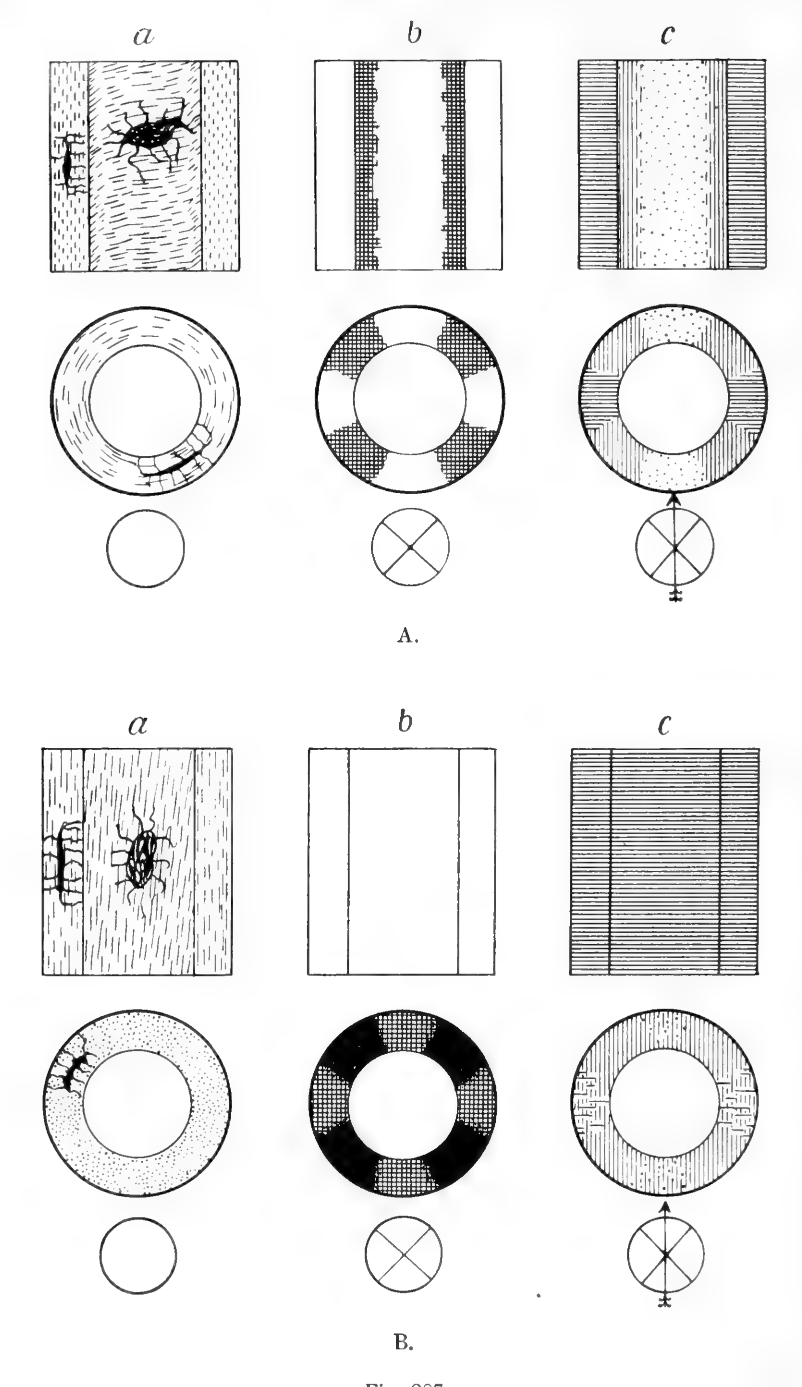


Fig. 287.

traktiv (gelb) gefärbt, die Durchschnittsansicht dagegen in Additionsfarben (blau). Der Röhrenquerschnitt zeigt wieder ein Polarisationskreuz, wie unter b. Was dort dunkel (schwarz) war, ist jetzt rot, die hellen Quadranten von b sind aber jetzt paarweise nach Maßgabe ihrer Fibrillenrichtung verschieden. Diese verläuft in den beiden seitlichen Quadranten des Schemas parallel zum Pfeil, infolgedessen zeigen sich hier Additionsfarben, im oberen und unteren quer zu ihm, daher sind diese beiden Quadranten subtraktiv gefärbt. Unter Kenntnis der optischen Eigenschaften der Fibrillen genügt also ein Blick auf dieses Polarisationsbild, um zu konstatieren, daß die Fibrillen in der Querschnittsprojektion zirkulär, nicht etwa radial angeordnet sind. Im letzteren Falle würde nämlich selbstverständlich die Anordnung der blauen und gelben Quadranten eine gerade umgekehrte sein (Sphärokristalle).

Die Textfig. 287 B, bei der ein Röhrchen mit steiler Fibrillenrichtungssteigung vorausgesetzt ist, bietet in mancher Hinsicht die Gegenprobe des eben erläuterten Schemas. Die Knochenkörperchenbilder (a) zeigen in Flächenansicht die Körperchen steil aufgerichtet, im radialen Längsschnitt lang und schmal, im Querschnitt kurz und schmal. Die Fibrillenbündel zeigen sich in allen Längsschnitten annähernd in der Objektebene liegend (in langer Projektion) wenig gegen die Röhrchen geneigt. Auf dem Querschnitt erscheinen sie in fast reinen Querschnitten (Bild der „punktierten Lamellen“ v. Ebners). Daraus folgt für (b) totale und große Helligkeit der longitudinalen Flächen und Durchschnittsansichten, fast totale Dunkelheit des Querschnittes. Allerdings ist, eben wegen der noch vorhandenen geringen Neigung der Fibrillenrichtung gegen die Röhrenachse noch ein ganz schwaches Polarisationskreuz vorhanden, welches durch gekreuzte Schraffierung (b) und schwarze Flächen dargestellt ist. Mit Gipsplättchen Rot I. Ordnung (c) erstrahlt der ganze Längsschnitt in intensiven Additionsfarben (blau), wenn der Pfeil parallel der Röhrenlängsachse liegt. Der Querschnitt erscheint „fast“ ganz rot (inaktiv); bei genauerem Zusehen erkennt man aber eine Nuancierung nach Additions- und Subtraktionsquadranten (durch einige Querstriche im Schema c angedeutet). In dem Spezialfall, wenn die Fibrillen unter 45° zur Röhrenachse geneigt verlaufen, rücken die beiden dunklen Randzonen (b) bzw. die roten von (c) in der Mitte der Wandfläche zu einem dunklen bzw. roten Schatten zusammen, weil für die im Schema angenommene Lage zu den Nicols und zum Gipsplättchen die Fibrillenrichtung hier in die Auslöschungsrichtung zu liegen kommt (Gebhardt).

Entgegen den überzeugenden Ausführungen v. Ebners und Gebhardts hält Nowikoff (l. c.) an der alten Ranvierschen Anschauung fest, daß die benachbarten, optisch unterscheidbaren Lamellen geschichteter Knochensubstanz substanziell voneinander verschieden sind; die einen seien „kanälchenreich“, indem die Knochenlakunen mit ihren Ausläufern ein Geäder in der Flächenansicht darstellen, die anderen „kanälchenarm“. Nowikoff findet, daß die ersteren Lamellen sich an Schliffen stärker mit Silbernitrat imprägnieren, als die anderen und schließt daraus auf eine „Verschiedenheit der in beiderlei Lamellen enthaltenen Substanzen“. v. Ebner (l. c.) hat gezeigt, daß es sich dabei um nichts weiter handelt, als um die mit der Doppelbrechung der Knochenfibrillen zusammenhängende Erscheinung des Pleochroismus, um die bekannte Eigenschaft von Kristallen und von imbibierbaren doppeltbrechenden Substanzen, die Lichtabsorption durch Farbstoffe nach den optischen Elastizitätsachsen zu orientieren. „Das imprägnierte Silber erscheint dunkel im Lichte der außerordentlichen, hell dagegen im Lichte der ordentlichen Welle, welch letztere beim Querschnitte der Fasern (kanälchenarme Lamellen des Querschnittes Nowikoffs, punktierte Lamellen v. Ebners, Lamelles striées Ranviers) allein zur Geltung kommt. Bei den kanälchenreichen Lamellen Nowikoffs (streifige Lamellen v. Ebners, Lamelles homogènes Ranviers) kommt dagegen im gewöhnlichen Licht zur Hälfte die helle Farbe durch die ordentliche, zur anderen Hälfte die dunkle Farbe durch die außerordentliche Welle zur Wirksamkeit; sie er-

scheinen daher dunkler als die „kanälchenarmen Lamellen" (v. Ebner). Noch deutlicher treten diese Erscheinungen hervor an Schnitten entkalkter Knochen, die nach der von Studnička modifizierten Bielschovskyschen Methode mit alkalischer Silberlösung und nachträglich mit Goldchlorid gefärbt sind (vgl. v. Ebner, l. c. p. 319).

Wenn nun wirklich der Verlauf und die Anordnung der positiv einachsigen kollagenen Fibrillen für die Polarisationserscheinungen der Knochengrundsubstanz als maßgebend gelten müssen, so dürfen sich dieselben nicht wesentlich ändern, wenn man Knochen durch Säuren entkalkt. In der Tat war es schon Valentin (l. c. p. 260) bekannt, daß derartige Präparate ihre Doppelbrechung nicht verlieren, eine Tatsache, die auch v. Ebner bestätigte. „Bewirkt man die Entkalkung mit Erhaltung der fibrillären Struktur (vgl. oben p. 1094) durch salzsäurehaltige starke Kochsalzlösung, so findet man an den schon genannten dünnen Knochen der Fledermaus die Doppelbrechung nahezu in derselben Stärke wie im unentkalkten Knochen, wenn die Untersuchung in etwa 15—20-proz. Kochsalzlösung vorgenommen wird. Gesättigte Kochsalzlösung setzt die Doppelbrechung etwas herab, während Wasserzusatz sie beträchtlich über das ursprüngliche Maß steigert. Die Wirkung der genannten Reagentien zeigt Analogien mit den bei den Sehnen angeführten Erscheinungen." Diese Analogie tritt auch hervor in dem Verhalten entkalkter Knochenschliffe gegen Phenole (vgl. oben p. 971).

Nicht minder interessant als das optische Verhalten entkalkter Knochenschliffe ist das von Schliffen, deren organische Substanz durch Auskochen oder Glühen zerstört wurde. Am geeignetsten fand es v. Ebner (27), die Schliffe im zugeschmolzenen Glasrohr in Wasser 8—12 Stunden einer Temperatur von 120° auszusetzen. Schon Valentin machte die Angabe, daß verbrannte Knochenschliffe bald positiv, bald negativ werden. v. Ebner fand dies bestätigt und erkannte, daß dies wesentlich von der Beschaffenheit der Flüssigkeit abhängt, in der die Schliffe untersucht werden. „Bringt man einen verbrannten oder ausgekochten Schliff in Wasser oder Alkohol zwischen die gekreuzten Nicols über eine Gipsplatte Rot I. Ordnung, so bemerkt man, daß die positive Doppelbrechung auffallend stärker ist, wie vor der Zerstörung der Fibrillen. So zeigte z. B. ein Knochenlängsschliff vor dem Auskochen mit den langen Durchmessern der Knochenkörperchen dem Hauptschnitt der Gipsplatte parallel orientiert, Blau II. Ordnung, an den dicksten Stellen Gelb II. Ordnung. Nach dem Auskochen dadagegen an den meisten Stellen Gelb II. Ordnung, an den dicksten sogar Rot II. Ordnung bis Grün III. Ordnung. Bringt man aber einen solchen Schliff in Nelkenöl, so sinken binnen kurzer Zeit die Farben bis auf Null, ja es erscheinen sogar jetzt wirklich Farben in negativem Sinne, indem dieselben Stellen, die vorher steigende Interferenzfarben zeigten, sinkende Farben und umgekehrt wahrnehmen lassen. Diese Farbenwandlung geht binnen kurzer Zeit (20—30 Minuten) vor sich. . . . Daß diese Veränderung der Doppelbrechung nicht auf einer zerstörenden, die Molekularanordnung des Schliffes bleibend verändernden Wirkung des Nelkenöls beruht, geht daraus hervor, daß durch Einlegen in Alkohol wieder dieselbe starke positive Doppelbrechung hergestellt werden kann, wie sie vor der Behandlung mit Nelkenöl vorhanden war. Dammarlack und Canadabalsam wirken ähnlich wie Nelkenöl. In Glyzerin und reinem Terpentinöl sinken die Farben zwar auch sehr stark, doch hat v. Ebner nie ein Negativwerden der Schliffe bemerkt. „Vergleicht man mit diesen höchst auffälligen und einer besonderen Untersuchung werten Polarisationserscheinungen, welche Schliffe zeigen, deren leimgebende Substanz aufgelöst ist, das Verhalten, welches gewöhnliche Schliffe darbieten, so steht so viel fest, daß die Polarisationserscheinungen durch das Zerstören der leimgebenden Fibrillen ganz unregelmäßig geworden sind. Knochen, in welchen die Fibrillen erhalten sind, zeigen unter allen Umständen deutliche positive Doppelbrechung, welche durch gewisse Flüssigkeiten (Nelkenöl, Terpentin, Glyzerin) kaum merklich geschwächt wird. Sind

die Fibrillen zerstört, so zeigt sich der Charakter der Doppelbrechung geradezu von der Zusatzflüssigkeit abhängig. Dies im Zusammenhalt mit der Tatsache, daß mit Erhaltung der Struktur entkalkte Knochen ganz dieselben Polarisationserscheinungen zeigen, wie Knochenschliffe, läßt mit Sicherheit annehmen, daß es die Knochenfibrillen sind, welche wesentlich die Polarisationserscheinungen an frischen Knochenschliffen bedingen. Da die doppelbrechenden Eigenschaften der Knochen- und Bindegewebsfibrillen völlig übereinstimmen, so ist dies ein weiterer Beweis dafür, daß die Knochenfibrille mit der Bindegewebsfibrille identisch ist." (v. Ebner.)

Was nun das eigentliche Wesen der anscheinenden positiven Doppelbrechung ausgekochter oder geglühter Knochenschliffe betrifft, so handelt es sich dabei um eine Diffraktionserscheinung, „herrührend von den an Stelle der leimgebenden Knochenfibrillen getretenen, dicht gedrängten luftführenden Röhrchen, welche in der noch vorhandenen und nicht zerstörten, die Kalksalze enthaltenden Kittmasse der Fibrillen eingelagert sind. Diese Diffraktionserscheinung verschwindet, wenn man stark lichtbrechende Flüssigkeiten zusetzt. Sie ist in Wasser und Alkohol noch schwach bemerkbar, verschwindet aber, wenn der Schliff mit Glyzerin, Terpentinöl, leichtem Nelkenöl, Monobromnaphthalin oder Schwefelkohlenstoff durchsichtig gemacht wird und macht einer schwach negativen Doppelbrechung Platz, welche von der Kittsubstanz herrührt. Diese Wirkungen haben mit der Wirkung der Phenolverbindungen auf leimgebende Gewebe keine Analogie; die Diffraktion im ersten Falle verschwindet durch beliebige Flüssigkeiten von hohem Brechungsindex. Die Wirkung der Phenole ist aber an eine bestimmte chemische Beschaffenheit der Zusatzflüssigkeit gebunden und unabhängig von deren Brechungsindex" (v. Ebner). Daß Polarisationserscheinungen durch Reflexion an der Grenze verschieden brechender Medien auftreten können, ist seit langem bekannt. Schon H. v. Mohl hat die Beobachtung gemacht, daß feine Nähnadeln dicht aneinandergelegt, zwischen gekreuzten Nicols ähnlich wirken, wie ein schwach positiv doppeltbrechender Körper, dessen optische Achse der Richtung der Nadeln parallel orientiert ist. Aehnliches sah M. Schultze an den Liniensystemen Nobertscher Probeplatten, und Quincke wies nach, daß feine Gitter zwichen Nicolschen Prismen dem Lichte ähnliche Farben erteilen, wie doppeltbrechende Kristallplatten. Es können also durch Beugung des Lichtes ähnliche Erscheinungen zustande kommen, wie durch wirkliche Doppelbrechung. Hebt man durch Zusatz einer aufhellenden Flüssigkeit die Beugung auf, so verschwinden auch die durch Beugung bedingten Polarisationserscheinungen. So verschwindet z. B., wie schon M. Schultze zeigte, die anscheinende Doppelbrechung trockener Diatomeenschalen durch Zusatz von Canadabalsam. Wahre Doppelbrechung wird aber durch möglichste Aufhellung des Präparates nicht aufgehoben, sondern tritt um so deutlicher hervor.

Die schwach negative Doppelbrechung wirklich vollständig entkalkter aufgehellter Knochenschliffe bezieht v. Ebner (l. c.) darauf, „daß die Erdsalze für sich allein eine sehr schwach negative Doppelbrechung bedingen. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß dieselben einachsig negativ doppelbrechend sind und die optische Achse mit der Längsrichtung der Fibrillen parallel geht". Die Gesamtheit der Polarisationserscheinungen läßt sich nach v. Ebner folgendermaßen zusammenfassen: In einem Knochenschliff, der die leimgebenden Fibrillen intakt enthält, herrscht stark positive Doppelbrechung, weil die starke Doppelbrechung der Fibrillen bei weitem die sehr schwache negative Doppelbrechung der kalkhaltigen Kittmasse überkompensiert. Diese starke positive Doppelbrechung wird nicht aufgehoben, mag man was immer für Flüssigkeiten — vorausgesetzt, daß sie leimgebende Fibrillen nicht zerstören — anwenden; daraus folgt, daß es sich nicht um ein Beugungsphänomen handelt, sondern um wirkliche positive Doppelbrechung. Kocht man Schliffe gut aus oder glüht dieselben hinreichend, so werden die positiv doppel-

brechenden Fibrillen zerstört und es kommt die negative Doppelbrechung der verkalkten Kittsubstanz zur Wirkung. Trockene Schliffe sind zwar anscheinend noch stark positiv doppelbrechend, allein diese scheinbare Doppelbrechung verschwindet, wenn man hinreichend stark aufhellende Flüssigkeiten anwendet, woraus sich ergibt, daß es sich nun nicht mehr um wahre positive Doppelbrechung handelt, sondern um ein Beugungsphänomen. Dagegen tritt nunmehr erst die bis dahin verdeckte, durch die Beugungspolarisation überkompensierte schwach positive Doppelbrechung der verkalkten Kittsubstanz deutlich zutage" (vgl. auch Bütschli, „Strukturen", p. 31—35).

Eine Zerstörung der leimgebenden Fibrillen des Knochens, wie man sie künstlich durch Veraschen oder Auskochen in kurzer Zeit erzielen kann, vollzieht sich langsam an fossilen Knochen, nur wird hier die Intensität der Einwirkung durch die Länge der Zeit ersetzt. Wie langsam diese Vorgänge ablaufen, geht am besten aus der Tatsache hervor, daß, wie Schlossberger (Tierchemie, 1856, p. 20) erwähnt, Höhlenbärenknochen noch Leim geben. Gimbernat bereitete aus Mammutknochen von Ohio vollständig gute Gallerten. Es kann daher auch nicht überraschen, daß fossile Knochen (namentlich aus jüngeren Schichten) noch oft ein ganz normales optisches Verhalten zeigen. Wir verdanken Schaffer (97) eine ausgezeichnete Untersuchung über fossile Knochen, aus der ich nur das Hauptergebnis anführe. In allen Fällen, wo es sich um wirklich **fibrillenlose** fossile Knochen handelte, ließ sich die Umkehr der Polarisationserscheinungen im Gegensatz zu normalen fibrillenhaltigen Knochen leicht nachweisen. Als Beispiel führe ich das Verhalten der Knochensubstanz von *Mastodon* an. „Ein dünner Splitter, der Längsrichtung des Knochens entnommen und in Alkohol untersucht, erweist sich in hohem Grade undurchsichtig, im auffallenden Lichte weiß, eine bekannte Wirkung der Oberflächenreflexion an den enge nebeneinander liegenden, mit einem schwach lichtbrechenden Medium erfüllten Röhrchen. Bringt man einen solchen Splitter unter das Polarisationsmikroskop in Additionslage, so erscheint er lebhaft blau II. Ordnung, in der Subtraktionslage lebhaft gelb, also scheinbar positiv doppeltbrechend in bezug auf die Richtung der Fibrillenröhrchen. Läßt man nun den Alkohol verdunsten und setzt Xylol oder Kanadabalsam zu, so wird der Splitter stark negativ doppeltbrechend. Durch das Xylol oder den Balsam sind die Interferenzerscheinungen der dicht nebeneinander liegenden luft- bzw. alkoholerfüllten Fibrillenröhrchen, welche die positive Doppelbrechung vorgetäuscht haben, aufgehoben worden, und es ist die wahre negative Doppelbrechung des fibrillenlosen Knochens zur Geltung gekommen."

C. Festigkeit und Elastizität des Knochengewebes.

Ehe wir uns der Besprechung der funktionellen Strukturen der Knochen zuwenden, bedürfen die genannten mechanischen Grundeigenschaften einer kurzen Erörterung, wobei ich mich im wesentlichen an die Darstellung Triepels (111) halten werde. Die ersten genaueren Angaben über Elastizität und Festigkeit der Knochensubstanz stammen von Wertheim (123), ferner sind die Untersuchungen von Rauber (90, 91), Hülsen (53) und Triepel (l. c.) zu erwähnen.

„Die Substanz der Knochen unterliegt im Organismus den verschiedenartigsten Beanspruchungen. Zug ist wesentlich dort zu finden, wo sich Muskeln an Knochen ansetzen, also besonders an Knochenvorsprüngen (Olecranon, Trochanteren). Druck ist die am häufigsten vorkommende Art der Beanspruchung, denn das Skelett hat als das Stützsystem des tierischen Organismus die Last aller auf

ihm ruhenden Teile zu tragen. Zug und Druck kommen ferner beim Knochen sehr häufig miteinander verbunden als Biegung und Knickung vor. Endlich findet sich auch Schubbeanspruchung; meistens allerdings sind die auftretenden Schubspannungen nur Begleiterscheinungen einer der genannten Beanspruchungen und nur selten findet man reine Schubspannungen, verhältnismäßig am häufigsten noch in Form von Drillungen langer Röhrenknochen.“

Ohne zunächst die Knochen als ganze anatomische Individuen zu berücksichtigen, soll vorerst nur von den mechanischen Eigenschaften des Knochengewebes die Rede sein.

Die Mineralisierung der Knochengrundsubstanz läßt von vornherein erwarten, daß eine Verlängerung durch Zugkräfte wohl nur in sehr beschränktem Ausmaße erfolgen wird. Darauf abzielende Versuche hat WERTHEIM (l. c.) an Knochenstäbchen von 15 cm Länge angestellt, die aus der Compacta eines Röhrenknochens (Femur, Fibula) herausgesägt waren. Als Beispiel diene die beistehende Tabelle, in welcher die Bezeichnungen dieselben sind, wie oben (p. 961 f. u. 1003).

$q = 12,756\ mm^2$

$s\left(\frac{kg}{mm^2}\right)$	l (mm)	λ (mm)	α	$Ez = \frac{s}{\alpha}$
2,670	155,43	—	—	—
0	155,19	0,24	0,0015	1726
4,230	155,56	—	—	—
0	155,19	0,37	0,0024	1774
5,800	155,74	—	—	—
0	155,28	0,46	0,0030	1958

Sowohl aus den Versuchen WERTHEIMS, wie aus denen RAUBERS und HÜLSENS ergiebt sich für die Größe des Moduls ein Wert von etwa $2000 \frac{kg}{mm^2}$.

Wie man sieht, nimmt bei zunehmender Spannung (s) der Modulwert (Ez) nur um ein Geringes zu, so daß eine nach dem Versuch konstruierte Dehnungskurve nur eine leichte nach der Abszisse hin konkave Krümmung zeigen würde. Bevor die Elastizitätsgrenze erreicht wird, scheint Proportionalität zwischen den Spannungen und den dadurch bewirkten Veränderungen zu bestehen. Unter dieser Voraussetzung läßt sich der Dehnungsmodul auch aus Biegungsversuchen berechnen (TRIEPEL, l. c. p. 148) und es hat sich bei solchen (RAUBER, l. c.) trotz der Inhomogenität der Knochensubstanz in der Tat eine gute Uebereinstimmung mit den Ergebnissen der Dehnungsversuche ergeben. RAUBER erkannte, daß sowohl Austrocknung, die mit der Herstellung der Stäbchen verbunden ist, wie auch die Erkaltung die Elastizität der Knochensubstanz verändert. Um beide Momente auszuschließen, wurden Stäbchen in Wasser, das auf 38° C erwärmt war, eingelegt und während des Versuches damit beträufelt. Die parallelepipedischen Stäbchen wurden auf zwei 80 mm voneinander entfernte Stützen aufgelegt und in der Mitte belastet; die erzielte Durchbiegung konnte 32-fach vergrößert abgelesen werden. Der folgende Versuch wurde an einem in der angegebenen Weise behandelten Stäbchen aus der Compacta des Femur eines 46-jähr. Mannes angestellt:

$l = 80$ mm, $b = \frac{106}{30}$ mm, $h = \frac{55}{30}$ mm, $P = 12$ g

P (kg)	32 y (mm)	E (Modul)
0,100	9	2090
0,200	18	2090
0,300	27	2090
0,400	36,5	2062
0,600	54,5	2065

Der Elastizitätsmodul bleibt demnach konstant und die Elastizitätskurve ist eine gerade Linie, erst von einer gewissen Grenze der Belastung ab hört die Proportionalität der elastischen Durchbiegungen auf. In der Regel liegt die Proportionalitätsgrenze in der Nähe der Elastizitätsgrenze, die durch ein Gewicht bezeichnet wird, das zwischen $^1/_4$ und $^1/_2$ des Bruchgewichtes liegt (Rauber). „Die Kurve der totalen Veränderungen ist somit anfangs eine gerade, später eine gekrümmte Linie, die die Konvexität ihrer Krümmung der Abszissenachse zukehrt.“ (Triepel.)

Stäbchen aus den oberflächlichen Teilen der Compacta zeigen im wesentlichen die gleiche Elastizität wie solche aus tieferen Schichten. Ebenso wird die Größe des Moduls nicht geändert, wenn das untersuchte Stäbchen um seine Achse gedreht wird und also die Durchbiegungen in verschiedenen zur Achse senkrechten Richtungen erfolgen (Rauber). „Das kann auch nicht anders erwartet werden, wenn man bedenkt, daß der Aufbau eines Röhrenknochens und die Zusammensetzung der Haversischen Säulen, die hier wesentlich in Betracht kommen, in den verschiedenen radiären Richtungen wenigstens annähernd gleichmäßig ist. Dagegen ist der elastische Widerstand (Modul) bei Stäbchen, die aus den Röhrenknochen senkrecht zur Achse herausgeschnitten sind, kleiner als bei den Längsstäbchen (Hülsen, l. c.), was wieder mit der Struktur des Knochens in Einklang steht.“ (Triepel.) Im Alter nimmt der Elastizitätsmodul der Knochensubstanz zu (Hülsen), was wohl auf Verminderung des Wassergehaltes und der organischen Bestandteile beruhen dürfte. Bleibende Veränderungen treten bei Biegungsversuchen nur dann auf, wenn die Belastungen groß sind. „Diejenige Durchbiegung, die von einem frischen körperwarmen Knochen ertragen wird, ohne daß eine bleibende Veränderung befürchtet werden müßte, beträgt nur etwa $^1/_5$ der maximalen, zum Bruch führenden Biegung.“ (Triepel.)

Wenn die Belastungen bis zu dieser Grenze (Kontinuitätstrennung) getrieben werden, so kann Zug- und Druck-(Biegungs-)Elastizität nicht mehr, wie es bisher vorausgesetzt wurde, als gleich gelten, und es sind daher auch die Begriffe Zug- und Druckfestigkeit durchaus verschieden. Nach Hülsen ist die statische Zugfestigkeit der frischen, menschlichen Compacta $= 10{,}56 \frac{kg}{mm^2}$, also rund etwa doppelt so groß wie die einer Sehne (vgl. p. 963), während die Druckfestigkeit $20{,}59 \frac{kg}{mm^2}$ beträgt, wenn die Beanspruchungsrichtung der

Längsachse des Knochens parallel ist, und $15{,}49 \frac{kg}{mm^2}$, wenn sie senkrecht zu dieser Achse steht. (RAUBER erhielt etwas kleinere Werte.) Es ist bemerkenswert, daß ein Knochen leichter in transversaler, als in axialer Richtung zerdrückt werden kann, was sich verstehen läßt, wenn man annimmt, „daß das Zerdrücken eines Körpers dadurch zustande kommt, daß seine einzelnen Teile sich übereinander hinwegschieben. Wenn es sich nun darum handelt, die geschichteten HAVERSischen Säulen voneinander abzuschieben, so wird man hierzu schon durch die Anwendung einer geringeren Kraft befähigt sein, als man brauchte, wenn man die Verschiebungen durch axialen Druck in den Säulen selbst hervorbringen will. Bei transversaler Zerdrückung werden oft Bruchstücke HAVERSischer Säulen isoliert (RAUBER), wodurch bestätigt wird, daß sich beim Zerdrücken im Knochen Vorgänge wie die geschilderten abspielen.“ (TRIEPEL.)

Die Strebefestigkeit des Knochens untersuchte RAUBER an frischen auf 38° C erwärmten Stäbchen aus der Compacta des Femur eines 33-jähr. Mannes, die 45 mm lang waren und quadratischen Querschnitt von 3 mm Seite hatten. Die beiden Enden waren senkrecht zur Achse abgeschnitten und stemmten sich an parallele, senkrecht zur ursprünglichen Achsenrichtung liegende Flächen an. Die Stäbchen wurden zerknickt durch eine Belastung mit 108 kg (Mittel aus 7 Versuchen). Zum Vergleich wurden Würfel von 3 mm Seite aus den Stäbchen geschnitten und auf Druck unter Einhaltung derselben Druckrichtung beansprucht. Die Zerdrückung erfolgte durch eine Belastung von 150 kg. Die Festigkeit der 45 mm langen Stäbchen betrug also etwa nur $^3/_4$ von der der 3 mm hohen Würfel.

In praktischer Hinsicht sind die dynamischen Beanspruchungen der Knochen von viel größerem Interesse als die statischen. „Die Sicherheit des Knochens bei statischer Beanspruchung ist außerordentlich groß, er verhält sich in dieser Beziehung anders als Bindegewebe. Das ist vorteilhaft, denn hierdurch wird das Skelettsystem befähigt, dem ganzen Körper Stütze und Halt zu geben. Die anderen Gewebe und Organe sind oft so gelagert, daß sie gar nicht die größtmögliche Formänderung erfahren können, solange das Knochensystem intakt ist. Allerdings ist zu bedenken, daß wirklich wertvoll nicht die Sicherheit gegen Bruch, sondern die gegen bleibende Veränderungen ist. Nun beträgt beim Knochen — wenn es erlaubt ist, die Ergebnisse der Biegungsversuche zu verallgemeinern — die Elastizitätsgrenze ungefähr $^1/_3$ des Bruchgewichtes. Hiernach muß die Sicherheit gegen bleibende Veränderungen immer noch bedeutend erscheinen. Die Sicherheit des Knochens bei dynamischer Beanspruchung ist dagegen ziemlich gering, sie wird aber wieder dadurch erhöht, daß der Knochen meist von Weichteilen umgeben ist, wodurch es kommt, daß von einwirkenden lebenden Kräften gewöhnlich nur ein verhältnismäßig kleiner Teil zur Formänderung des Knochens verwendet wird.“ (TRIEPEL.)

Sowie sich aus der statischen Zugelastizität die Ruckelastizität eines faden- oder stabförmigen Körpers berechnen läßt, so ist es auch möglich, die Biegungsstoßelastizität und Biegungsstoßfestigkeit nach statischen Versuchen zu bestimmen, wobei für die Berechnung als leitender Grundsatz gilt, daß die Arbeit, die zur Erzielung einer bestimmten Durchbiegung eines

Stabes verbraucht wird beim dynamischen und beim statischen Versuch genau gleich groß sein muß (vgl. Triepel, l. c. p. 32 ff. u. 63 ff.). Für ein frisches, feuchtes Knochenstäbchen aus dem Femur eines 48-jähr. Mannes von 80 mm Länge, $\frac{106}{30}$ mm Breite und $\frac{50}{30}$ mm Höhe im Gewicht von 12 g berechnete Triepel die Biegungsstoßfestigkeit zu 13,774 kgm (Kilogrammeter), wobei die schon oben erwähnten Versuche von Rauber zugrunde gelegt wurden. Triepel hat unter anderem auch die Zusammendrückung berechnet, die die Tibia eines erwachsenen Mannes durch axialen Druck erfährt. Wenn der Querschnitt des Knochens in der Mitte 291 mm^2, das Gewicht des Menschen 100 kg beträgt, hat 1 mm^2 des Querschnittes beim Stehen auf einem Beine eine Last $s = 0{,}344$ kg zu tragen.

Da der Elastizitätsmodul 2000 ist, so findet eine Zusammendrückung von 0,000172 oder 0,172 Prom. statt. Ist die Tibia 40 cm lang, so wird sie unter der Annahme, der Querschnitt sei an allen Stellen gleich, um 0,069 mm verkürzt. Trägt der 100 kg schwere Mann noch ein Gewicht von 50 kg, so wird $s = 0{,}515$ kg, die Zusammendrückung $= 0{,}000257$ und die Verkürzung der 40 cm langen Tibia 0,103 mm. Die zuletzt angegebene Spannung 0,515 kg ist ungefähr 30mal so klein wie die Druckfestigkeit der Compacta. Bei sehr großer axial wirkender Belastung der Tibia werden die Enden des Knochens zerquetscht und zwar bei einem Manne von 20—30 Jahren durch etwa 1500 kg.

Beim erwachsenen Rind sind nach Rauber und Hülsen Elastizität und Festigkeit der Knochencompacta größer als beim Menschen, die Festigkeit ist geringer beim Kalb und beim Schwein, beim Wolf dagegen ebenso groß wie beim Menschen.

Die Scherfestigkeit, d. h. den Widerstand, den ein Knochen der Kontinuitstrennung durch „Abscherung" entgegensetzt und als deren Maß das Gewicht gilt, welches die Abscherung bewirkt, dividiert durch die Fläche, in der sie erfolgt, hat Rauber an Stäbchen untersucht, die einen quadratischen Querschnitt von 4 mm^2 besaßen und teils parallel, teils senkrecht zur Längsachse eines menschlichen Femur geschnitten waren. Er bediente sich dabei eines hufeisenförmigen Trägers, „dessen beide Seitenteile einander parallel und nur wenig voneinander entfernt sind; zwischen ihnen befindet sich ein dicht anliegendes Mittelstück. Seitenteile und Mittelstück tragen gleich große Durchbohrungen, durch die ein Stäbchen der zu prüfenden Substanz hindurchgesteckt wird. Die Abscherung wird durch Belastung des Mittelstückes bewirkt und die Scherfestigkeit ist gleich dem wirksamen Gewicht dividiert durch das Doppelte des Querschnittes (weil die Durchscherung an zwei Stellen erfolgt." (Triepel.) Bei 5 Längsstäbchen fand Rauber Abscherung bei einer Belastung mit im Mittel 94,8 kg; bei 6 Querstäbchen bei 40,25 kg. Daraus berechnet sich die Scherfestigkeit durch Division mit 8 (weil die Abscherung an zwei Querschnitten erfolgt) bei Längsstäbchen $ks = 11{,}85 \frac{kg}{mm^2}$, bei Querstäbchen $ks = 5{,}03 \frac{kg}{mm^2}$.

Daß es einer geringeren Kraft bedarf, wenn man die Abscherung parallel zur Knochenachse, als wenn man sie senkrecht zu ihr bewirken will, darf von vornherein erwartet werden, da es sich bei axialem Angriff der Schubkraft um eine Verschiebung bereits vorgebildeter, geschichteter Elemente, nämlich benachbarter Knochenlamellen, handelt, bei transversaler Kraft um eine Verschiebung der Teilchen innerhalb der Lamellen selbst (Triepel).

Im allgemeinen darf man sagen, daß bei dynamischer Beanspruchung der Knochen eine ziemlich geringe Widerstandsfähigkeit zeigt, und daß namentlich seine Stoßfestigkeit verhältnismäßig klein ist.

„Die Beanspruchungen, denen die Gewebe während des regelmäßigen nicht durch äußere Einflüsse gestörten Ablaufes der Lebensvorgänge ausgesetzt werden, sind im allgemeinen statische und bei den dynamischen Beanspruchungen, die sich hinzugesellen können, kommen unter gewöhnlichen Umständen nur ziemlich geringe lebendige Kräfte in Frage. Dagegen ist das Auftreten von Kräften, die am Körper oder seinen Teilen von außen angreifen, wohl immer gleichbedeutend mit dynamischer Beanspruchung. Die äußeren Gewalten, welche auf den Organismus einwirken, können zu Verletzungen (Kontinuitätstrennungen) führen, es wird durch sie die Stoßfestigkeit der Gewebe in Anspruch genommen. Die Beanspruchungen dagegen, die im gewöhnlichen Leben vorkommen und die, wie bemerkt, meist statisch sind, bewirken nie Kontinuitätstrennungen, wenigstens nicht bei gesunden Geweben, sondern erwecken nur deren Elastizität. Somit ist die Ermittlung zweier Größen, nämlich der dynamischen Festigkeit und der statischen Elastizität besonders erstrebenswert. Ueber die dynamische Festigkeit der mechanischen Gewebe müssen wir unterrichtet sein, um zu einem klaren Verständnis für die Entstehung solcher Verletzungen gelangen zu können, die durch stumpfe Gewalten hervorgebracht worden sind, ihre statische Elastizität müssen wir kennen, wenn wir eine richtige Vorstellung von der Bedeutung gewinnen wollen, die sie für die tierische Maschine besitzt. Das Verhältnis, in dem die im gewöhnlichen Leben vorkommenden Formänderungen zu den maximalen, die Kontinuitätstrennung herbeiführenden Formänderungen stehen, gestaltet sich bei den einzelnen mechanischen Geweben durchaus verschieden. Beim Bindegewebe kommen Dehnungen vor, die der Zerreißungsdehnung sehr nahestehen, die Zusammendrückungen, die Knorpel und Knochen erfahren, stehen hinter den maximalen weit zurück. . . . Einer Erklärung werden wir nur dann näher kommen, wenn wir den ganzen Bau des Organismus und die Verteilung der Gewebselemente im Körper berücksichtigen. Man erkennt nämlich leicht, daß bei Sehnen und gelbem Bindegewebe — wenn nicht immer so doch häufig — gewisse Dehnungen nicht überschritten werden können, weil dem Versuch zu weiteren Verlängerungen sich andere Gewebe oder ganze Organe entgegenstellen. In diesen müßten oft umfangreiche Zerstörungen eintreten, wenn Zerreißung eintreten sollte.“ Der Schutz wird vom Skelett und den dazu gehörenden Teilen geleistet, sei es direkt, sei es indirekt durch Vermittlung der ihm angelagerten Organe. Ganz anders liegen dagegen die Verhältnisse bei dem Skelettsystem selbst, bei Knochen, Gelenkknorpeln und Bändern. Bei ihnen wird die Möglichkeit des Eintrittes maximaler Formänderungen im allgemeinen nicht durch das Zwischen-

treten anderer Gewebe oder Organe gehindert. Für Knochen und Knorpel konnte gezeigt werden, daß die im gewöhnlichen Leben vorkommenden Beanspruchungen weit unterhalb der maximalen bleiben, die Sicherheit gegen Kontinuitätstrennungen ist also groß. Beim Knochen war sogar nachzuweisen, daß schon die Sicherheit gegen bleibende Aenderungen groß ist. Eine erhöhte Sicherstellung ist aber bei einem Gewebe, dessen Festigkeit und dessen Elastizitätsbreite gegeben sind, sofern sich seinen Formänderungen nirgends Hemmungen entgegenstellen, nur dadurch zu erreichen, daß die Menge der Gewebselemente in dem gefährdeten Körperteil vermehrt wird. Es ergibt sich, daß in den Knochen und Knorpeln (vielleicht auch Bändern) etwas mehr Material angehäuft ist als unbedingt nötig wäre, um sie zu befähigen, den im gewöhnlichen Leben an sie herantretenden Ansprüchen zu genügen.“ (Triepel.)

Wären die Knochen regelmäßig gestaltete geometrische Gebilde, so wäre es möglich, aus den bekannten mechanischen Eigenschaften der Knochen*substanz* auf die Elastizität und Festigkeit der *ganzen* Knochen als solcher zu schließen und diese aus jenen zu berechnen. Bei der unregelmäßigen und außerordentlich mannigfaltigen Form der Knochen ist dies aber nur unter gewissen vereinfachenden Annahmen bis zu einem gewissen Grade möglich. Es liegen in dieser Beziehung, abgesehen von älteren Berechnungen Raubers und Herm. Meyers, namentlich ausgedehnte Untersuchungen von Messerer (76) vor, auf die ich verweisen muß.

D. Funktionelle Strukturen.

Im Jahre 1867 veröffentlichte Hermann Meyer, Prof. der Anatomie in Zürich, in Du Bois-Reymonds Archiv eine kurze Abhandlung als 10. Beitrag zur Mechanik des menschlichen Knochengerüstes, welche in jeder Hinsicht als eine grundlegende, klassische Arbeit bezeichnet werden muß und den Ausgangspunkt einer großen Reihe von Untersuchungen bildete, durch welche unsere Anschauungen über die physiologische (resp. biologische) Bedeutung sowohl des gröberen Baues, wie auch der feinsten Strukturverhältnisse der Knochen in ganz ungeahnter Weise gefördert wurden. Es ist dies ein sehr lehrreiches Beispiel für die außerordentliche Bedeutung, welche in der Physiologie ein von *biologischen* Gesichtspunkten geleitetes Studium der Strukturverhältnisse *in ihrer Beziehung zur Funktion*, d. h. *eine physiologische Anatomie und Histologie* im Sinne Haberlandts besitzt. Man wird es kaum unberechtigt finden können, wenn Roux (Ges. Abh. I, p. 146) der Zoo-Physiologie den Vorwurf macht, daß sie sich bisher im wesentlichen auf die Erforschung des „Betriebes“ der als „gegeben“ hingenommenen tierischen Maschine beschränkt. Ich möchte sogar noch einen Schritt weiter gehen und behaupten, daß sie nicht einmal dieses immer getan hat, wenigstens nicht in dem Sinne, daß sie sich jederzeit Rechenschaft abzulegen versuchte von der Bedeutung, welche eine physiologische Erscheinung in dem Getriebe des Gesamtorganismus besitzt. Sie hat sich mit anderen Worten sehr zu ihrem eigenen Nachteil zumeist auf die bloße *Beschreibung* physiologischer Tatsachen oder ihre theoretische Zergliederung beschränkt, ohne Rücksicht darauf, daß eine Funktion nur dann erst wirklich verständlich wird, wenn wir sie als Teil-

erscheinung des Lebens überhaupt erkannt haben, wenn es uns klar geworden ist, daß jede Funktion ganz ebenso als etwas Gewordenes, als eine Anpassungserscheinung aufzufassen ist, wie es von der Formgestaltung der Organismen längst angenommen wird. Form und Struktur der Knochen in der Reihe der Wirbeltiere können nur dann wirklich begriffen werden, wenn man die Funktionen derselben auf das genaueste berücksichtigt. Es müssen, wie es R. SCHMIDT ausgedrückt hat, dem Studium des Knochenbaues physiologische Betrachtungen der Gliedmaßenfunktion vorausgehen.

Die Tatsache, daß, wie wir sehen werden, in vielen Fällen die zu beobachtenden Architekturen auf das genaueste den mathematisch-physikalischen Spannungsanordnungen entsprechen, darf indessen nicht so aufgefaßt werden, daß die Funktion das ausschließlich gestaltbestimmende Moment darstellt, sondern es läßt sich, wie GEBHARDT bemerkt, bei einer vergleichenden Untersuchung der Knochen vielfach feststellen, „daß die tatsächliche Architektur **nicht die einzig mögliche** Lösung der jeweils vorliegenden mechanischen Aufgabe darstellt, sondern nur, daß sie **eine** solche, vielleicht auf der Basis von unabhängig von der Beanspruchung der betreffenden Stelle gegebenen Verhältnissen unter dem Einfluß dieser Beanspruchung **besonders leicht herzustellende** war“.

Zwar haben schon GALILEI und namentlich LEONARDO DA VINCI auf die mechanische Bedeutung der Knochengestalt hingewiesen, auch wurde schon mehrfach der Bau der schwammigen Knochensubstanz zur Mechanik in Beziehung gesetzt und hat speziell ENGEL schon direkt von einer „Architektonik“ der Knochen gesprochen, bei der bald der „Spitzbogen“, bald der „elliptische Bogen“ oder die „Kreislinie“, ferner „senkrechte Strebepfeiler“ oder „schräge Widerlager“ zur Verwendung kämen. Demungeachtet muß aber HERM. MEYER (l. c.) als der eigentliche Begründer dieser Lehre gelten. Er erkannte zuerst, daß der Spongiosa keineswegs nur die Bedeutung zukommt, eine solche Anordnung der Knochenmasse zu sein, in welcher diese bei größerem äußeren Umfange dennoch nicht zu schwer ins Gewicht fällt, sondern „daß die Art der Anordnung der Spongiosa eine solche ist, daß bei der in derselben gegebenen Rarefaktion der Knochensubstanz die Widerstandsfähigkeit der einzelnen Knochen doch eine in möglichst hohem Grade verbürgte ist“. Es zeigt sich nämlich, „daß die Spongiosa eine, wenn man so sagen darf, wohlmotivierte Architektur zeigt, welche mit der Statik und der Mechanik der Knochen im engsten Zusammenhange steht und deswegen an demselben Ort in derselben Gestalt wiederkehrt“.

1. Allgemeines über statische trajektorielle Strukturen.

Es dürfte sich zum besseren Verständnis des Folgenden empfehlen, einige Grundtatsachen der Festigkeitslehre vorauszuschicken, wobei ich im wesentlichen der knappen Uebersicht folge, welche ROUX (Ges. Abh. I, p. 678 ff.) seinerzeit gegeben hat.

Man pflegt unter „Festigkeit“ den Widerstand zu verstehen, welchen die Teilchen eines materiellen Systemes Kräften entgegenstellen, die eine irgendwie gerichtete Aenderung der relativen Lage der Teilchen herbeizuführen streben. Sucht man zwei Teilchen in der

Richtung ihrer Verbindungslinie zu nähern, so hat man den Druckwiderstand des Systemes zu überwinden. Man nimmt also diesen in Anspruch oder, wie man sich auszudrücken pflegt, man „beansprucht“ das System auf Druck. „Sucht man die Punkte in ihrer Verbindungslinie voneinander zu entfernen, so wird der Zugwiderstand derselben beansprucht, ihre Vereinigung wird auf Zug beansprucht. Kräfte, welche in Richtung der Verbindungslinie beider Punkte oder Teile wirken, heißen normale Kräfte und zwar Druckkräfte, wenn sie Näherung, Zugkräfte, wenn sie Entfernung bewirken oder hervorzubringen streben. Die Spannungen, welche durch diese Kräfte hervorgebracht werden, heißen Normalspannungen und sind also ihrer Art nach Zug- und Druckspannungen. Man kann nun die Lage beider Punkte noch in unendlich vielen Richtungen gegeneinander zu ändern suchen; es ist aber klar, daß dann immer zugleich entweder Entfernung oder Näherung erstrebt, also Zug oder Druck ausgeübt wird, nur in den Richtungen zweier einander parallelen Ebenen kann eine ganz andere Art der Inanspruchnahme der Widerstandsfähigkeit stattfinden, das ist in den Ebenen, welche rechtwinklig zur Verbindungsrichtung beider Punkte in letzteren errichtet werden. Werden die Punkte in diesen Ebenen, den Schiebungsebenen, gegeneinander verschoben, so beansprucht man das System auf Schiebung (Schub) oder, wie man auch sagt, auf Scherung (Abscherung). Kräfte, welche in dieser Weise wirken, heißen Scherkräfte (Schubkräfte) oder transversale Kräfte, die durch sie bewirkten Spannungen Schub- oder Transversalspannungen. In den Schiebungsebenen ist Wirkung nach unendlich vielen Richtungen möglich. Alle zwischen diesen dreierlei Richtungen gelegenen Beanspruchungen sind notwendig bloß Zusammensetzungen dieser erwähnten drei Grundarten der Beanspruchung von Widerständen, denn ihre Richtungen lassen sich immer auf eine Richtung der Schiebungsebene und auf die Zug- oder Druckrichtung zerfällen.“

Denkt man sich einen regelmäßig gestalteten Körper, etwa einen Würfel aus einer nachgiebigen Substanz (Gummi elast., Gelatine u. a.), von einer seiner Flächen her durch eine senkrecht darauf wirkende Kraft zusammengedrückt, so wird er unter Verkürzung in der Richtung des Druckes gleichzeitig dicker in querer Richtung (vgl. p. 356). Die Teilchen werden daher in dieser letzteren Richtung durch eingeschobene Teilchen aus der Längsrichtung auseinandergedrängt. Es war also bei der Kompression „nicht bloß der Widerstand gegen die primäre Beanspruchung, gegen die Näherung der Teilchen in der Druckrichtung, sondern auch noch der Widerstand der Teile gegen die Entfernung, also gegen sekundär entstehenden Zug zu überwinden. Genauer genommen, werden nicht bloß die in der Richtung des Druckes gelegenen Teilchen einander genähert, sondern dasselbe geschieht natürlich auch mit Teilen in unendlich vielen schräg dazu liegenden Richtungen bis zu einer so großen Schrägstellung, daß die Verkürzung durch die gleichzeitige Verdickung in querer Richtung kompensiert bzw. überkompensiert wird. In Richtung des Druckes aber ist die Näherung, also auch der zu überwindende Widerstand am größten. Der Druck überträgt sich in unserem einfachen Modell, dem Würfel, bei der gedachten Art der Belastung somit

am stärksten von Teilchen zu Teilchen in der Richtung des einwirkenden Druckes.“

„Richtungen stärkster Uebertragung einer Kraft von Teil zu Teil in einem Körper werden, allerdings auf Grund einer ursprünglich anderen Vorstellung, als Uebertragungsrichtungen κατ' ἐξοχήν, als ‚Trajektorien‘ bezeichnet. Ihnen wird in der konstruktiven Technik eine ganz besondere Beachtung geschenkt, welche sich darauf gründet, daß, wenn in ihnen genügender Widerstand geleistet wird, eine besondere Widerstandsleistung in den anderen Richtungen, in welchen die Kräfte ja nur schwächer wirken, nicht nötig ist. Nach obigen Arten der Spannungen haben wir Zug-, Druck- und Schub- oder Schertrajektorien zu unterscheiden. Diese Trajektorien können geraden oder gebogenen Verlauf haben; letzteren Falles heißen sie Zug-, Druck- und Scherkurven. Es sei gleich bemerkt, daß die Kurven der beiden Normalspannungen (Zug- und Druckkurven) bei jeder Art der Einwirkung stets rechtwinklig zueinander stehen. Unter den unendlich vielen Richtungen, in denen die Scherspannung wirkt, bilden gleichfalls stets rechtwinklig zueinander stehende Richtungen resp. Kurven die Linien stärkster Scherspannung; mit anderen Worten, die Scherkurven stehen gleichfalls stets rechtwinkling zu einander. Sie schneiden die Trajektorien der Normalspannungen stets unter Winkeln von 45°.

Müßte unser Druckwiderstand leistender Würfel aus äußeren Gründen eine Größe haben, welche im Verhältnis zu der geringen Größe des stattfindenden Druckes es nicht nötig macht, den ganzen Würfel massiv zu gestalten (würde also die relative Beanspruchungsgröße eine geringe sein), so würde es sich fragen, wo die Masse hinzulegen ist, damit die gewünschte Festigkeit mit einem Minimum an Material hergestellt werde. Nach obigem würde es also genügen, um der primären Beanspruchung, dem direkten Druck zu begegnen, im Inneren Stäbe in der Richtung des einwirkenden Druckes anzubringen. Nun wäre noch der zugleich entstehenden sekundären Beanspruchung, dem Zug, zu begegnen. Freistehende, lange und dünne, bloß an den Enden durch die Abschlußflächen verbundene Stäbe würden sich bei der Belastung beliebig seitlich ausbiegen, eventuell nach innen gegeneinander biegen. Das Gebilde würde also keine erhebliche Druckfestigkeit besitzen. Zu dieser ist noch nötig, daß innere Entfernungen und Näherungen der Stäbe und damit ihre Biegung verhindert wird. Diese sekundäre Zug- (eventuell Druck-)Beanspruchung in einem körperlichen Spongiosanetze findet in unendlich vielen, am stärksten aber nur in den rechtwinklig zur Hauptbeanspruchung gelegenen Richtungen statt; und diese immer noch unendlich vielen Richtungen in jedem Querschnitt lassen sich wiederum auf zwei rechtwinklig zueinander gelegene Richtungen zerfällen. Wenn in diesen zwei Richtungen genügend Widerstand geleistet wird, so wird jede Insubstanziierung in den anderen Richtungen überflüssig sein. Es sind also die in der Druckrichtung gelegenen Hauptstäbe noch durch rechtwinklig zu ihnen und untereinander angeordnete, je nach dem Material $1/2$—$1/3$ so starke Querstäbe untereinander in Verbindung zu setzen. Dann haben wir eine trajektorielle statische Konstruktion, welche geeignet ist, mit dem

aufgewendeten Material das Maximum an Druckfestigkeit zu leisten. Soll mit dem Minimum an Material eine bestimmte Widerstandsgröße hervorgebracht werden, so ist dieselbe Art der Konstruktion, aber natürlich auf Grund genauer Berechnung der nötigen Balkenstärke auszuführen. Eine derartige statische Struktur schmiegt sich also der Funktion auf das vollkommenste an und gehört damit unter den allgemeinen Begriff der funktionellen Struktur.“ „Wird der Würfel, statt gedrückt, von zwei aufgeklebten, mit Haken versehenen Platten auseinandergezogen, so wird er nicht bloß in der Zugrichtung länger, sondern zugleich auch dünner. Er braucht also, wenn er nicht solid ist, im Inneren, sowohl für den primären Zug, als auch für den an Größe $^1/_3 - ^1/_2$ des ersteren betragenden sekundären Druck besondere Balken in den Richtungen stärkster Beanspruchung, welche hier aus den gleichen Gründen dieselben sind, als bei Beanspruchung auf reinen Druck. Die Abscherungskonstruktion können wir in Beschränkung auf unseren speziellen Zweck hier übergehen, da in genügend starken trajektoriellen Druck- und Zugkonstruktionen keine wesentliche Scherung mehr stattfinden kann. Aus diesen drei Grundarten: Druck, Zug und Scherung sind auch die übrigen Arten möglicher Beanspruchung: die Biegung und die Torsion zusammengesetzt. Uns geht hier bloß die Biegungsbeanspruchung näher an.“ (Roux.)

Denkt man sich einen prismatischen biegsamen Körper von rechteckigem Querschnitt in horizontaler Lage am einen Ende fixiert und am anderen eine senkrecht nach unten wirkende Kraft angreifend, so stehen offenbar die Teilchen an der oberen, sich bei beginnender Krümmung konvex krümmenden Fläche unter einer Zugwirkung in der Richtung der Längsachse des Körpers, während umgekehrt die der unteren Fläche, welche sich konvex zu krümmen sucht, gedrückt werden. Druck und Zug nehmen von beiden Flächen her nach innen ab, so daß eine mittlere Ebene entsteht, von der nach oben nur Zug-, nach unten nur Druckbeanspruchung stattfindet (neutrale Schicht). Dieselbe enthält in sich die Verbindungslinie aller Querschnittsschwerpunkte oder die Schwerpunktsachse des Körpers und ist im gegebenen Falle parallel der oberen und unteren Längsfläche. Auf den Querschnitt des Balkens bezogen, kann man sagen, der Querschnitt wird durch die neutrale Schicht, welche ihn in einer geraden Linie schneidet, in zwei Hälften geschieden, von denen die eine auf Zug, die andere auf Druck beansprucht wird. Diese gerade Linie bezeichnet man als die Achse des Querschnittes. Das Widerstandsmoment eines Querschnittes wird ausgedrückt durch die Summe der Produkte aus den einzelnen Flächenteilchen des Querschnittes und dem Quadrat ihres Abstandes von der neutralen Achse. Es ist also das Widerstandsmoment eines Querschnittes bei gleichem Material um so größer, je weiter von der neutralen Achse die Querschnittsfläche angeordnet ist und ist dabei in hohem Maße abhängig von der Form des Querschnittes. Ist z. B. der Querschnitt rechtwinklig, so besitzt derselbe eine verschiedene Biegungsfestigkeit, je nachdem der kürzere oder längere Durchmesser in die Biegungsebene zu liegen kommt.

Von dem eben geschilderten Verhalten kann man sich nach Roux eine sehr anschauliche Vorstellung bilden, wenn man auf die schmalen Seiten-

flächen eines Stückes Zeichengummi in gleichen Abständen quergestellte parallele Linien und eine in der Mitte verlaufende gerade Linie zeichnet. „Biegt man dann das Gummi über eine der beiden großen Flächen, so konvergieren jetzt die vorher parallelen Linien der mitgebogenen Seitenfläche nach der Konvexität hin, sie selber sind aber gerade geblieben. Zugleich ist zu bemerken, daß in der jetzt gebogenen, der Längskante parallelen Mittellinie (der ‚neutralen Achse') die quergestellten Linien sich noch in dem gleichen Abstande wie vorher erhalten haben, während sie gegen die Konkavität hin sich einander immer mehr nähern, gegen die Konvexität sich immer mehr voneinander entfernen.“ Außer diesen Druck- und Zugspannungen ist aber in einem solchen gebogenen prismatischen Körper auch noch eine erhebliche Schubspannung vorhanden, und zwar ist dieselbe gerade umgekehrt in der neutralen Achse resp. der ihr entsprechenden Fläche am größten und nimmt von da aus gegen die Druck- und Zugoberfläche allmählich bis auf Null ab. Unter allen Umständen ergibt sich aber aus dem Gesagten, daß bei der Biegung das Material jedes Querschnittes in sehr ungleichem Maße auf Zug oder Druck in Anspruch genommen wird und daß es daher sehr unzweckmäßig wäre, einen auf Biegung zu beanspruchenden Balken massiv zu machen, da vorzugsweise die äußeren Schichten die Widerstandsfähigkeit bedingen. (W. Roux.)

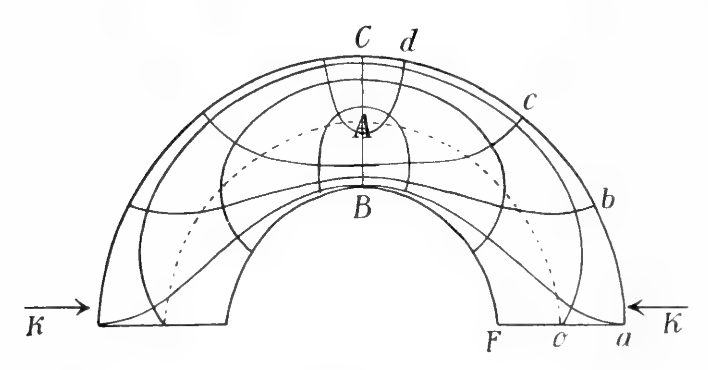


Fig. 288.

Um nun auch den Verlauf der Trajektorien in einem auf Biegung beanspruchten prismatischen Körper festzustellen, was ohne graphische Statik sich nur unvollkommen erreichen läßt, knüpft Roux an einen im Halbkreisbogen ausgeschnittenen, also mit seinen beiden Enden parallel auslaufenden Gummibalken an (Fig. 288), welcher durch zwei einander gleiche und entgegengesetzt gerichtete, rechtwinklig an den Enden des Balkens angreifende Kräfte (*K K*) gebogen werde. „Der beiderseitige Druck trifft, sich fortpflanzend, an der Stelle des größten Widerstandes und der größten Spannung bei *B* von beiden Seiten aufeinander und hält sich so das Gleichgewicht. Wäre die Richtung der beiden Druckkräfte nicht vollkommen entgegengesetzt, so würde der Balken als Ganzes bewegt werden. Da der Druck an der Angriffsstelle rechtwinklig wirkt, so

beginnen hier die Trajektorien auch rechtwinklig und endigen rechtwinklig zur Symmetrieebene *B C*. Ihr Verlauf muß in schlanken Biegungen erfolgen, da entsprechend dem Gesetz des kleinsten Zwanges jeder Umweg und jede Knickung auszuschließen ist. Dabei müssen die Drucktrajektorien die neutrale Achse (*o* punktiert) stets unter einem Winkel von 45° schneiden, indem diese Achse als Mittellinie des Systems die ganze Richtungsdifferenz der Enden jedes Trajektoriums halbiert und je die Drucktrajektorien rechtwinklig zu der ihr parallelen Oberfläche der Zugseite beginnen, um auf der Druckseite an der Stelle stärksten Widerstandes ihr parallel zu endigen. Dasselbe gilt auch mutatis mutandis für Zugtrajektorien eines rein auf Biegung beanspruchten Balkens von funktioneller Gestalt.

Zur Bestimmung der relativen Lageverhältnisse der von den einzelnen Teilen des Balkens ausgehenden Drucktrajektorien stellt Roux folgende Ueberlegungen an. Bei der Biegung des Balkens werden alle Punkte desselben der Stelle des größten Druckwiderstandes, der Linie *A B* genähert, daher müssen von allen Punkten Trajektorien gegen diese Linie hingehen. Entsprechend der Reihenfolge dieser Punkte von *a* nach *d* hin ordnen sich die Trajektorien, ohne sich zu überkreuzen, nach dem Prinzip des kürzesten Weges innerhalb *A B*. Die Drucktrajektorien kommen bei *A B* zusammen und drängen sich entsprechend den Widerständen gegen die Oberfläche, gegen *B* hin dichter zusammen, während sie sich gegen *A* hin weiter voneinander entfernen. Da jeder Druck einen sekundären Zug hervorruft, dessen Richtung rechtwinklig zur Druckrichtung steht, so brauchen wir in das Schema der Drucklinien eigentlich nur das dazu rechtwinklige System der Zuglinien einzutragen, allein bei einem auf Biegung in Anspruch genommenen Gebilde ist auf der Druckseite der Druck das Primäre und bedingt eine stärkere Beanspruchung, als der hier nur sekundäre Zug, während auf der Zugseite das Umgekehrte der Fall ist; dagegen gleichen sich beide mehr im Uebergangsgebiet. Gerade so wie alle Teile des Balkens der Linie *A B* genähert werden, so werden auch alle Teile von der Linie *A C* entfernt. Es müssen also Zugspannungen vorhanden sein, welche gegen *A C* hin konvergieren und welche ihrerseits sich auch wieder gegen die Oberfläche, also gegen *C* hin, zusammendrängen. Da jeder primäre Zug einen senkrecht zu seiner Richtung stehenden sekundären Druck erzeugt, so müssen die Drucktrajektoren an der hier konvexen Zugseite bei funktioneller Gestalt des Balkens rechtwinklig zu dessen Oberfläche beginnen, und in der Nähe von *A B* diese Richtung fast bis zur neutralen Achse beibehalten, um dann rasch in einer Neigung von 45° zu derselben umzubiegen. Rekapitulieren wir den Verlauf der so durch Ueberlegung gewonnenen Biegungstrajektorien, so erscheint als das Wesentlichste, daß alle Teile des Balkens gegen *A B* gedrängt werden und dementsprechend Drucklinien entstehen, welche an der konvexen Seite rechtwinklig beginnen, die neutrale Achse unter 45° schneiden und, von beiden Seiten sich das Gleichgewicht haltend, in *A B* rechtwinklig eintreffen. Andererseits werden alle Punkte des Balkens von *A C* entfernt. Hierdurch entstehen Zugspannungen, die allseitig nach *A C* konvergieren und die Drucktrajektorien rechtwinklig schneiden. Dabei drängen sich beide Arten von Trajektorien in der Symmetrieebene und in deren Nähe gegen die Oberfläche des Balkens hin dichter zusammen. Ein Balken,

welcher, anstatt massiv zu sein, im Inneren nur aus Bälkchen besteht, welche bei genügender Zahl und Stärke die beschriebene Anordnung der Trajektorien einhalten, muß dieselbe Tragfähigkeit haben, wie ein massiver Balken und da die Bälkchen nur axial auf Zug- und Druckfestigkeit in Anspruch genommen werden, so sind besondere Abscherungstrajektorien überflüssig.

Das Gebilde besitzt aber außer der funktionellen Struktur auch noch eine funktionelle Gestalt, indem das letzte Trajektorium des einen Systems der Abgrenzungskante parallel ist, welche es selbst bildet, während die Trajektorien des anderen Systems rechtwinklig von ihm entspringen. Daher kommt es, daß, während auf der konvexen Seite die Trajektorien parallel resp. rechtwinklig zur Abgrenzungskante des Balkens stehen, an der konvexen Seite im Bereich des dreieckigen Teils (*a F B*) die Trajektorien schräg enden, und dieser Teil, ohne Biegungswiderstand zu leisten, nur einen funktionslosen Anhang darstellt. Der funktionelle Teil des Balkens endet mit der Trajektorie (*a B*). (Reinke.)

„Bei Biegungsbeanspruchung in **einer** bestimmten Ebene wird die oberflächliche Substanz der ‚Biegungsseiten‘ am stärksten in Anspruch genommen, besonders im Mittelstück des Balkens, und die dadurch bedingten beiden ‚kompakten‘ Druck- und Zuglagen werden durch innere Systeme von Druck- und Zugbälkchen gegeneinander befestigt, welche an den die Biegungseinwirkung aufnehmenden resp. fortpflanzenden Enden besonders stark entwickelt sind. Die beiden Seitenflächen dagegen könnten offen sein und die Spongiosa zeigen“ (W. Roux). Wir werden später in dem Radius des *Delphins* ein Beispiel kennen lernen, welches in ausgezeichneter Weise die Biegungskonstruktion eines geraden Balkens erkennen läßt.

Wird ein Balken abwechselnd in „verschiedenen“ Richtungen auf Biegung in Anspruch genommen, so muß er gegen jede dieser Richtungen hin, also eventuell auf allen Seiten eine entsprechend dicke Lage von Compacta erhalten. Sobald aber letzteres der Fall ist, wird bei jeder Biegungsrichtung der die derzeitige Seitenfläche bildende Teil der kompakten Rinde eine überflüssig feste Stütze der jeweiligen Zugseite gegen die Druckseite bilden. Die innere Spongiosa ist also im ganzen Mittelstück vollkommen entlastet und wird daher schwinden, wir erhalten eine Röhre. Rundliche Säulen, welche mehr als 6—8mal so lang als dick sind, werden selbst bei der Hauptachse nach axial gerichtetem Druck infolge ihrer Länge bereits in dieser Weise beansprucht und daher hohl konstruiert; dies ist schon ein Grund, warum auch unsere entsprechenden sogenannten „langen“ Knochen hohl (Röhrenknochen) sind, wozu noch kommt, daß sie bei den beabsichtigten Funktionen abwechselnd stark nach verschiedenen Seiten auf Biegung beansprucht werden (W. Roux). Wenn dies nicht gleichmäßig nach allen möglichen Richtungen erfolgt, so wird dadurch immer die Form des Knochens resp. die seines Querschnittes beeinflußt, wie sich besonders klar an der Tibia des Menschen erkennen läßt. H. H. Hirsch (50) hat in einer vortrefflichen Abhandlung über „Die mechanische Bedeutung der Schienbeinform“ den Versuch gemacht, die besondere Form dieses Knochens aus der besonderen Art seiner Biegungsbeanspruchung zu erklären. Eine genauere Analyse der Kräfte, welche auf die Tibia

bei verschiedenen Körperstellungen einwirken (Druck der Körperlast, Zug der Muskel- und Bänderspannungen) hat ergeben, daß beim Stehen auf einem im Knie gestreckten Bein der genannte Knochen eine Biegungsbeanspruchung erfährt, welche ihn dorsalwärts auszubiegen bestrebt ist, so daß die konkave Seite des Bogens nach vorn gerichtet ist. Gerade umgekehrt verhält es sich beim Stehen auf einem im Knie gebeugten Bein, wobei die angreifenden Kräfte bestrebt sind, das Schienbein nach vorn durchzubiegen. Endlich erfährt der Knochen beim Stehen auf beiden im Knie gestreckten Beinen eine Beanspruchung, welche eine Ausbiegung desselben lateralwärts erstrebt. Es erfährt also die Tibia in sagittaler Ebene bald vorwärts, bald rückwärts eine Biegung, in frontaler Ebene dagegen immer nur eine solche lateralwärts. Die ersteren überwiegen stets. Als charakteristische Eigentümlichkeit des Knochens finden wir vor allem eine annähernd rechtwinklig dreieckige Gestalt des Querschnittes im distalen Teil und eine proximalwärts besonders in der Richtung des Tiefendurchmessers erfolgende Umfangszunahme des Querschnittes. „Wäre das Schienbein nur auf Strebefestigkeit gebaut, so würde ein kreisförmiger Durchschnitt diesem Zweck am besten entsprechen, dagegen entspricht die dreieckige Querschnittsform in hohem Maße der Biegungsfestigkeit, welche als die Hauptbeanspruchung dieses Knochens anzusehen ist. Die Biegungsbeanspruchung erfolgt, wie gezeigt wurde, einmal in frontaler und dann in sagittaler Ebene. Es muß also das Widerstandsmoment des Querschnittes in diesen beiden Ebenen möglichst groß sein. Dieser Beanspruchung genügt aber die dreieckige Form des Schienbeinquerschnittes in hohem Maße, indem sie für die beiden Ebenen der physiologischen Biegung die größten Widerstandsmomente bietet“ (Reinke, Allgem. Anat., p. 259 f.). Es ist dabei noch außerdem zu berücksichtigen, daß die Beanspruchung der Tibia auf Biegung in der frontalen Ebene konstant lateralwärts, in der sagittalen dagegen abwechselnd nach vorn und nach hinten erfolgt. „Nach Hirsch liegt also die mechanische Bedeutung der Gestalt der Tibia darin, daß der einem rechtwinkligen Dreieck sich nähernde Querschnitt im distalen Teile des Schaftes für die im Leben vorkommenden Biegungen in der frontalen und nahezu sagittalen Ebene ein möglichst großes Widerstandsmoment bietet, und in bezug auf die in der frontalen Ebene konstant lateralwärts erfolgende Biegungsbeanspruchung einen Querschnitt von gleicher Festigkeit darstellt. Andererseits verleiht die proximalwärts hauptsächlich im Tiefendurchmesser erfolgende Umfangszunahme der Querschnitte dem Schienbein gegenüber der sagittalen Biegungsbeanspruchung die Eigenschaften eines Körpers von gleicher Biegungsfestigkeit“ (Reinke). Indem Hirsch gezeigt hat, daß die Form des Schienbeines seiner Beanspruchung in vollkommenster Weise angepaßt ist, daß es also eine funktionelle Gestalt hat, ist damit zugleich im Prinzip zuzugeben, daß das Resultat, abgesehen von dem Einfluß der Vererbung auch auf alle anderen Knochen, verallgemeinert werden darf. (Reinke.)

2. Die makroskopische funktionelle Struktur der Spongiosa.

Eine äußerst einfache, ganz offenbar auf einseitigen Widerstand eingerichtete Architektur der Spongiosa findet sich nach H. Meyer

am unteren Ende der menschlichen Tibia (Fig. 289, 1). Man sieht hier an einem frontalen Längsschnitt, wie sich die feste Wand des Röhrenknochens nach dem Gelenkende hin allmählich sozusagen aufsplittert in ein System von Lamellen, die zunächst in leicht schiefer Richtung gegen die Achse des Knochens hintretend, sich schließlich fast senkrecht auf die ganze Gelenkfläche stützen. Die äußeren Lamellen sind die kürzesten, die inneren die längsten. „Das Ganze

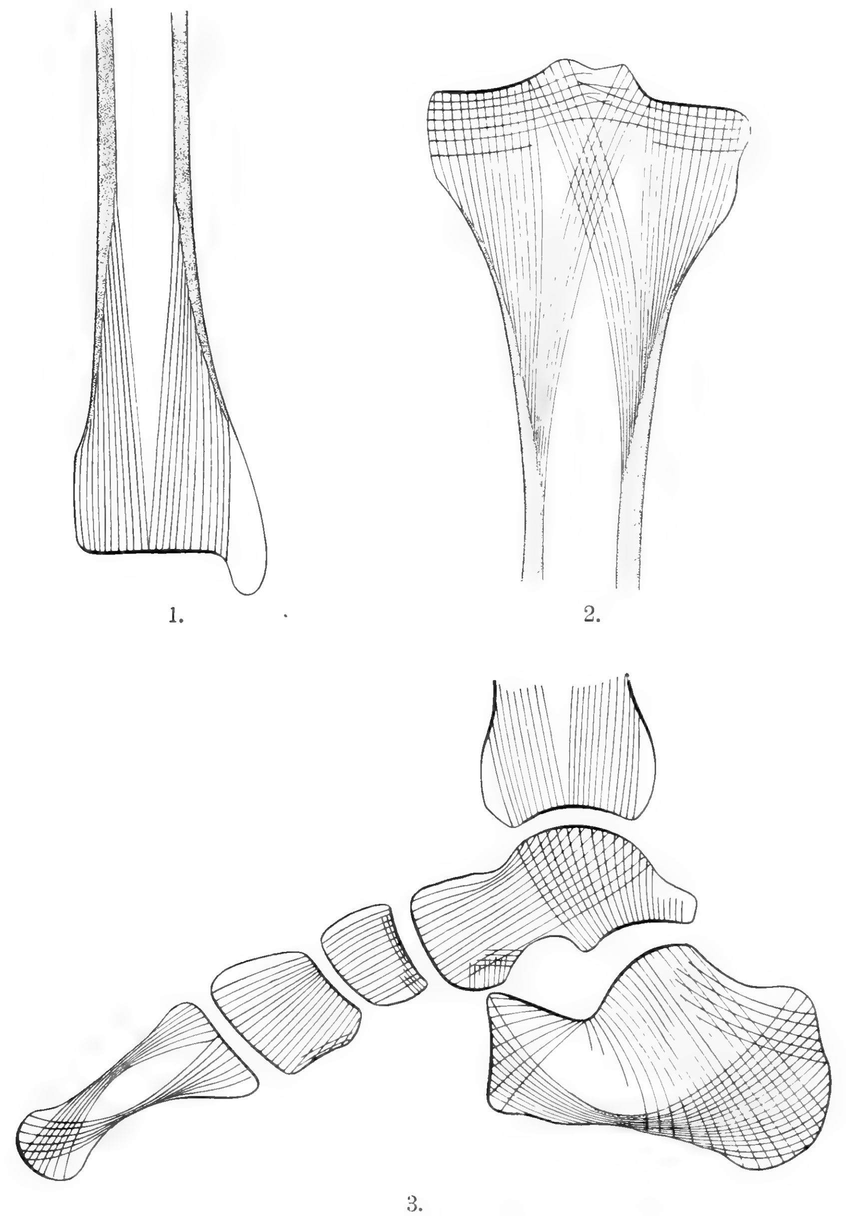


Fig. 289. Spongiosastruktur menschlicher Fußknochen. (Nach H. Meyer.)

sieht aus wie ein System von Strebepfeilern, bestimmt die Dura (d. h. die knöcherne Röhrenwand) zu stützen (H. Meyer). Unverkennbar wird bei dieser Anordnung der von oben her durch das Mittelstück des Knochens fortgepflanzte Schweredruck auf die ganze Gelenkfläche verteilt, und andererseits der ganzen Gelenkfläche der Astragalusrolle übermittelt. Außerordentlich häufig kommt es vor, daß sich zwei derartige Lamellensysteme durchkreuzen, so daß an solchen Stellen ein Netzwerk mit rhombischen oder rundlichen Lücken entsteht. Eine typische Anordnung dieser Art mit ziemlich rechtwinklig sich durchschneidenden Lamellensystemen findet sich am oberen Ende der menschlichen Tibia, in einiger Entfernung unterhalb der Eminentia intermedia (Fig. 289, 2). Außerdem bemerkt man noch, daß sich hier von beiden Seiten her die mittleren Längslamellen schiefwinklig durchkreuzen. Es hängt das offenbar damit zusammen, daß sich am oberen Tibiaende zwei Gelenkflächen befinden, deren jede von dem entsprechenden Condylus des Femur die Belastung aufnimmt. Von beiden wird aber der Druck, wie es von der einfachen Gelenkfläche am unteren Tibiaende gilt, auf die ganze Knochenröhre übertragen und es müssen daher Strebepfeiler von jeder Gelenkfläche auf dem Längsschnitte nach beiden Seiten der Compacta hinziehen. Ganz besonders klar wird die Bedeutung dieser Spongiosaarchitektur, wenn man einen sagittalen, von hinten nach vorn in senkrechter Richtung gelegten Schnitt des Astragalus im Zusammenhang mit dem unteren Tibiaende und den anderen Fußknochen betrachtet (Fig. 289, 3). Man sieht hier von der Gelenkfläche der Rolle zwei Plättchensysteme ausgehen, von welchen das eine auf die das Naviculare berührende Gelenkfläche des Kopfes hingeht, das andere aber auf die untere Hohlfläche, welche sich auf den Körper des Calcaneus stützt." Das erstere setzt sich in gleicher Richtung durch das Naviculare und Cuneiforme senkrecht fort und wird von dem Os metatarsi I in gleicher Weise aufgenommen, wie der Gegendruck des Astragalus von der Tibia, das andere teilt sich in eines, welches gegen die Tuberositas calcanei und den Boden hinzieht und ein zweites, welches gegen die für das Cuboïdes bestimmte Gelenkfläche gerichtet ist. Beide sind durch eine dreieckige Lücke scharf voneinander getrennt. Ein 3. Lamellensystem zieht im Calcaneus an der unteren Seite von hinten nach vorn und entspricht offenbar den den Gelenkflächen parallelen Zügen am oberen Ende der Tibia und am unteren Ende des Femur. Als H. v. Meyer in der Züricher naturforschenden Gesellschaft über diese wunderbare Architektur der Knochenspongiosa vortrug, war auch Prof. Culmann, der Begründer der graphischen Statik zugegen und bemerkte zu seinem Erstaunen, daß die Spongiosabälkchen denselben Linien folgen, welche er für ähnlich geformte Körper bei ähnlicher Inanspruchnahme zu konstruieren gelehrt hatte. Damit war die große Entdeckung der mathematischen Bedeutung der Spongiosaarchitektur gemacht. (R. Schmidt.)

Wenn auf einen starren Körper — und man darf die Knochen im allgemeinen als solche betrachten — mehrere Kräfte wirken, die sich das Gleichgewicht halten, so entstehen (vgl. vorigen Abschnitt) in dem Körper längs gewisser Kurvensysteme Spannungen und Pressungen, und zwar ist die Intensität dieser inneren Molekularkräfte, durch deren Vermittelung sich eben die äußeren Kräfte Gleichgewicht halten,

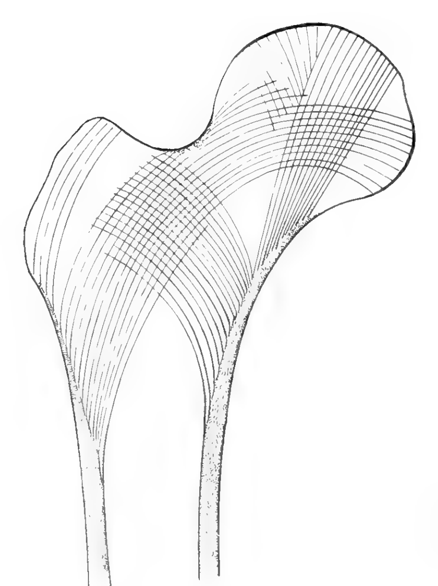
längs mancher dieser Kurven (Spannungslinien, Trajektorien) groß, längs anderer klein. An den Stellen nun, wo nur ganz unmerkliche Spannungen und Pressungen zustande kommen würden, ist offenbar die Anwesenheit von starrer Masse für die Festigkeit ganz überflüssig, und es kann also ein teilweise hohler Körper unter Umständen in gewissen Richtungen auf ihre wirkenden äußeren Kräfte gerade so viel Widerstand leisten, wie ein ganz massiver von derselben Oberfläche eingeschlossener und darum viel schwererer. Diesen Anforderungen der theoretischen Mechanik an möglichste Festigkeit bei möglichst geringer Masse entspricht nun durchaus der Bau der Knochen.

Bei einem langen starren Körper, dessen Festigkeit besonders in der Längenrichtung in Anspruch genommen wird, sei es durch Zug- oder Druckkräfte, entwickeln sich die stärksten Spannungen und Pressungen in der Nähe der äußeren Oberfläche. Dies zeigt sich in der schon längst bekannten Tatsache, daß eine Röhre beinahe ebensoviel tragen kann, wie ein solider Stab von gleichen Abmessungen und demselben Material. Auch dem Zerknicken leistet eine Röhre fast denselben Widerstand, wie ein solider Stab. Dem entspricht vollkommen der Bau der Röhrenknochen im ganzen Skelett. In den angeschwollenen Gelenkenden aber ist das ganze Innere von Knochenlamellen durchzogen, während die äußere Schicht dichter Knochensubstanz hier schon dünn ist. Wenn irgendwo, so mußte also hier die Anordnung und der Verlauf der Knochenlamellen den Spannungslinien oder Trajektorien entsprechen und man mußte sozusagen direkt mit dem Auge verfolgen können, wie sich die auf einen Knochen wirkenden Druck- und Zugkräfte ins Innere desselben fortpflanzen, vorausgesetzt, daß sich Knochensubstanz nur auf den Linien stärkster Beanspruchung entwickelt bzw. erhält.

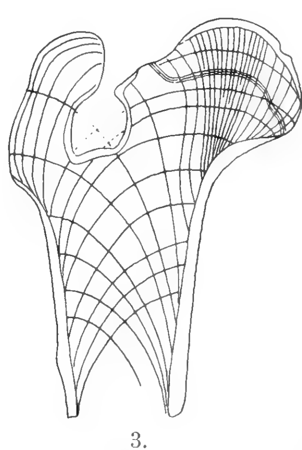
Betrachten wir einen kranförmig gebogenen Tragbalken von beistehender Form (Fig. 290, 1), für welchen Culmann die Trajektorien konstruierte, so erkennt man leicht, daß an der konkaven Seite vor allem der Druck der Last wirkt. Hier sammeln sich die senkrecht von der konvexen Seite entspringenden Drucktrajektorien, um sich im geraden Schafte eng gedrängt der Oberfläche anzulegen. Im selben Sinne verlaufen die vertikal zur Druckseite aufsteigenden Bogen der Zugtrajektorien an der konvexen Seite des Kranes. Beide Systeme schneiden sich unter stets rechten Winkeln, auch in der Achse des Tragbalkens. Diese ist die Verbindungslinie der Schwerpunkte sämtlicher Querschnitte. Sie wird von den Zug- und Druckkurven unter Winkeln von 45° geschnitten. Ein massiver Träger solcher Form kann ohne Verminderung seiner Leistungsfähigkeit (Festigkeit) durch einen hohlen Balken ersetzt werden, wenn in seinem Innern ein feines Bälkchengerüst in diesen Trajektorien aufgebaut wird. Dadurch wird der Träger leichter und Material gespart, zwei Vorzüge, welche durch Culmann in der Bautechnik weiteste Verbreitung gefunden haben.

Betrachtet man diese theoretische Konstruktion Culmanns und vergleicht damit das Bild eines Durchschnittes durch das obere Femurende der Menschen (Fig. 290, 2), so springt die Aehnlichkeit im Verlauf der Trajektorien einerseits, der Spongiosalamellen andererseits unmittelbar in die Augen. Man sieht an den Knochenlängsschnitten „wie ein großen Zugkurven entsprechendes Plättchensystem von dem unter der Fovea capitis gelegenen Teil der Gelenkfläche und aus der

1.



2.



3.

Fig. 290. 1. Zeichnung eines gebogenen Krahns. 2. Spongiosaarchitektur im menschlichen Oberschenkel. 3. Frontales Fournierblatt aus dem Femur eines Hundes. (1. nach CULMARN, 2. nach H. MEYER, 3. nach R. SCHMIDT.)

unteren äußeren Hälfte des Kopfes durch den Hals in die Dura (Compacta) der äußeren Seite übergeht, und mit diesen ein anderes Plättchensystem, Druckkurven entsprechend, sich durchkreuzt, welches auf der Höhe des kleinen Trochanter aus der Compacta der inneren Seite des Femur hervorgeht und sich gegen den großen Trochanter hinzieht. Mit diesem letzteren steht an seinem Ursprung in Kontinuität ein aufwärts steigender Plättchenzug, welcher in den inneren Teil der oberen Abteilung der Gelenkfläche ausstrahlt, und den vom Becken gegebenen Druck unmittelbar auf die Dura der inneren Femurseite überträgt" (H. v. Meyer). Die Enden dieser Bälkchenzüge stehen, nachdem sie sich rechtwinklig gekreuzt haben, überall senkrecht auf der oberflächlichen Rindenschicht des Knochens. Der Druck des Körpers auf den Femur setzt sich ausschließlich in den Richtungen derjenigen Knochenbälkchen fort, welche auf der Adduktorenseite (inneren Seite) liegen und daher stark genug sein müssen, um ein Zerdrücken des Knochens zu verhindern. Dem auf die Trochanterseite wirkenden Zug, welcher ebenfalls durch das Gewicht des Körpers erfolgt, entsprechen die Kurven der Knochenbälkchen auf der Trochanterseite, welche ein Auseinanderreißen der Knochen verhindern. Genau wie beim Kran die Zug- und Drucklinien, so drängen sich im Femur die Bälkchen der Spongiosa gegen das Mittelstück des Knochens hin zur kompakten Knochenmasse zusammen. Weil hier am Mittelstück die größte Biegungsfestigkeit erforderlich ist, muß der Knochen hier am festesten gebaut sein. (Reinke).

Trotz aller Aehnlichkeit weicht aber, wie schon Culmann und später namentlich Roux (Ges. Abh., Bd. 1, p. 727) hervorgehoben haben, das obere Femurende doch in mancher Beziehung von einer Krankonstruktion ab, was begreiflich wird, wenn man berücksichtigt, daß der Oberschenkelknochen nicht nur den Körper zu stützen, sondern auch noch anderer Inanspruchnahme Widerstand zu leisten hat. Eine reine, der Biegungsbeanspruchung bloß in einer Ebene angepaßte Knochenkonstruktion würde allenthalben rechtwinkligen Querschnitt haben, und bloß an der Zug- und Druckseite Compacta darbieten, an den beiden Seitenflächen aber ohne Compacta, somit eigentlich offen sein, ähnlich wie Roux an dem wesentlich für Biegungsbeanspruchung in einer einzigen Fläche konstruierten Radius des Delphins tatsächlich verwirklicht fand, wo die Seitenflächen nur durch eine ganz dünne Abgrenzungsschicht geschlossen sind, während an den Hauptflächen die Compacta sehr dick ist (vgl. Fig. 294). Ferner ist, wie Roux hervorhebt, die Röhrengestalt des Oberschenkelschaftes „ein einer reinen Kranenkonstruktion vollkommen fremdes Motiv, sie ist durch die Biegungsbeanspruchung nach anderen Richtungen, insbesondere auch nach vorn und hinten, statt bloß nach innen bedingt".

Einen im wesentlichen gleichen Bau zeigt die Spongiosa im Femur bei allen Säugetieren. Zur Erläuterung möge eine von R. Schmidt (100) mitgeteilte schematische Zeichnung eines frontalen Längsschnittes aus dem Femur eines ausgewachsenen Hundes dienen (Fig. 290, 3). Im Femur wie im Humerus der Vierfüßler bilden die augenfälligsten Trajektorien, die von der konkaven Seite des Collum zu der am höchsten gelegenen Stelle des Caput aufsteigenden Bälkchen, die Schmidt als „Haupttrajektorien" bezeichnet, da sie die größte Belastung zwischen Gelenk und Compacta vermitteln. Sie besitzen einerseits die größte Dicke und stehen trotzdem verhältnismäßig

dicht, andererseits ist ihr Verlauf ein nahezu gerader. Die Balken der Haupttrajektorien sind untereinander nicht gleichmäßig stark. Die dickeren stehen in der Mitte. Je mehr man nach den Seiten geht, um so dünner werden sie. Gegen ihre Endigungsstelle breiten sie sich fächerförmig aus. An Knochen, welche dem Druck der Körperlast entzogen sind, fehlen auch die Hauptdrucktrajektorien, so z. B. im Humerus des Delphins, der Fledermaus, der Vögel und des Maulwurfes. Die Endigungsfläche der Hauptdrucktrajektorien hat Roux als „Druckaufnahmeplatte“ bezeichnet, deren Dicke allmählich in die der umgebenden Zone übergeht. Ihre größte Stärke besitzt sie regelmäßig in ihrer Mitte, wo der Gelenkkopf zur Knochenachse seinen höchsten Punkt erreicht. Zusammenfassend kann man sagen, daß die Humeri und Femora aller Vierfüßer, die ihre Körpermasse auf festem Boden unter Belastung der Gliedmaßen mit derselben fortbewegen, dieser Inanspruchnahme entsprechend die Architektur haben, welche Culmann für den oberschenkelähnlichen Kran konstruiert hat. Wird dagegen die mechanische Inanspruchnahme eine andere, wie in den Humeri der Vögel, Fledermäuse und grabenden Tiere (*Talpa*, *Myrmecophaga*) oder bei den Schwimmern (*Lutra*, *Phoca*, Cetaceen), so verändert sich auch der Bau der Spongiosa. Zunächst fehlen allen diesen Tieren die eigentlichen Haupttrajektorien, welche sonst die deutlichsten sind, wofür als Ursache der geringe, zum Teil fehlende Druck der Körperlast anzusehen ist. (R. Schmidt.)

Eine außerordentlich zierliche und zweckmäßige Spongiosaarchitektur zeigen nach Eimer (R. Schmidt, l. c. p. 103) die Knochen der Schädeldecke der Eulen, welche aus mehreren Lagen sehr dünner Plättchen bestehen (Fig. 291). Im Stirnbein sind es in der Medianebene deren 14. Sie sind $^1/_2$—1 mm voneinander entfernt und durch lotrechte Bälkchen miteinander verbunden. Man hat den Eindruck vieler Stockwerke mit Säulengängen. Die Höhlen des Schädels sind auf diese Weise gleichsam mit Spongiosa erfüllt, da die zwischen der innersten und äußersten Knochenplatte liegenden Blätter von



Fig. 291. Durchschnitt durch den Schädel einer Eule. (Nach W. Gebhardt.)

kleinen Löchern durchbrochen sind. Der Zweck dieser Einrichtung dürfte, wie R. Schmidt bemerkt, ein doppelter sein. Der Knochen wird vermöge dieser Architektur widerstandsfähiger gegen Stoß, der sich nicht direkt auf die inneren Organe, namentlich Hirn und Auge, fortpflanzen kann. Dieser Spongiosabau erhöht jedoch nicht nur die Festigkeit der Knochen, sondern macht dieselben auch sehr leicht. Denn die Höhlen sind mit Luft gefüllt, die durch die Nasengänge mit der Außenwelt in Verbindung steht. Daher kommt es, daß der Schädel dieser Raubvögel trotz seines Umfanges und seiner mechani-

schen Leistungsfähigkeit bei der Nahrungsaufnahme ein so erstaunlich geringes Gewicht aufweist (R. Schmidt).

Für die Ausgestaltung der Schädelkapsel sind ohne Zweifel die Druckwirkungen, welche das Gehirn auf deren Innenfläche ausübt, von größter Bedeutung. Nach Thoma (108, 109) ist beim Menschen die Verteilung derselben dadurch ausgezeichnet, daß der Druck des Hirnes an fünf Stellen, und zwar an den Tubera frontalia und parietalia und auf der Schuppe des Hinterhauptbeines, seine höchsten Werte erreicht, eine Tatsache, die sich schon in sehr frühen Entwicklungsstadien geltend macht. Diese Wirkungen werden natürlich nicht durch Vermittlung des Liquor cerebrospinalis, sondern durch ein direktes Andrängen des Gehirns an den betreffenden Stellen der Schädelinnenfläche bedingt. „Die an den fünf Druckpolen vom Gehirn auf die Schädelwand ausgeübten Druckwirkungen müssen unter sich im Gleichgewicht stehen, weil der Schädel als eine allseits geschlossene Kapsel betrachtet werden darf. In Anbetracht der gegenseitigen Lage wird indessen dieses Gleichgewicht nur erreicht, wenn der Druck des Gehirns an den fünf Polen von ungleicher Größe ist. Demgemäß kann es nicht auffallen, wenn die Höhe der sich ergebenden Spannungszuwachse Unterschiede aufweist, welche sich dadurch bemerklich machen, daß die Ossifikation an den fünf Druckpolen nicht gleichzeitig einsetzt.“ Den Anfang macht die Hinterhauptschuppe, dann entstehen die Knochenkerne der Tubera frontalia und kurz darauf die der Tubera parietalia. „In der Umgebung der Druckpole erzeugt der Druck des wachsenden Gehirns einen Spannungszuwachs in der Richtung der Meridiane und in diesen meridionalen Richtungen vorwiegend übersteigt die Materialspannung des wachsenden Schädels den kritischen, die Knochenbildung auslösenden Wert. Demgemäß muß sich auch die Knochenapposition in diesen meridionalen Richtungen am raschesten vollziehen (Fig. 292).“ Fast in der ganzen Ausdehnung der platten Schädelknochen des Embryo (Mensch) erscheinen die Maschen des Spongiosanetzes stark in die Länge gezogen und zwar in Richtungen, welche meridional zu den Druckpolen gerichtet sind. Nur an diesen selbst führt der meridionale Spannungszuwachs dazu, daß die Spannungen nach allen Richtungen der Tangente gleich groß sind. Demgemäß sind hier die Spongiosamaschen annähernd isodiametrisch r u n d (Fig. 292 c). Querschnitte lassen erkennen, daß es sich um zwei schräge, sich durchkreuzende und zwei meridional gerichtete Systeme von Bälkchen handelt, von welch letzteren das eine der Dura, das andere der Innenfläche des äußeren Periostes aufliegt (Fig. 293). Aus den Untersuchungen Thomas geht überzeugend hervor, daß die Architektur der Spongiosa fötaler Schädelknochen von ihrer mechanischen Beanspruchung bedingt wird. Diese stellt sich zunächst als eine tangentiale Zugspannung dar, welche erzeugt wird von dem Druck des Gehirns und des Liquor cerebrospinalis. In einer zur Schädeloberfläche senkrechten Richtung würden diese tangentialen Zugspannungen durchkreuzt werden von Druckspannungen, welche den Druck des Schädelinhaltes gleichmäßig auf die verschiedenen Schichten der Schädelwand verteilen. Doch sind diese letzteren viel kleiner als die tangentialen Zugspannungen und können daher nur geringe Mengen von Knochengewebe zur Entwicklung bringen. Einen gewissen Einfluß schreibt Thoma auch Biegungsspannungen zu, welche unter dem Einfluß des an den Druckpolen angreifenden Gehirndruckes entstehen.

Bei den mit reichlicher Spongiosa versehenen Wassertieren sind nach R. Schmidt die Uebergänge der funktionellen Anpassung der Architektur am besten zu verfolgen. „Der Fischotter, der sich auch auf dem Lande oft und nicht ungewandt bewegt, zeigt noch deutliche Hauptdrucktrajektorien. Beim Schwimmen werden aber die Gliedmaßenknochen auf Biegung beansprucht, deshalb bietet *Lutra* die ersten Andeutungen von ‚Versteifungskurven‘ in der Diaphyse, die auch bei stärker gekrümmten Knochen anderer Tiere aus gleichem Grunde entwickelt erscheinen. Ist ein Humerus so stark gekrümmt

a b c

Fig. 292. a Druckpole und Trajektorien der von dem Wachstum des Gehirns erzeugten meridionalen Spannungszuwüchse am Schädel des menschlichen Fötus. Der auf der Schuppe des Hinterhauptbeines gelegene Druckpol ist verdeckt; dagegen ist ein Teil der von ihm ausgehenden meridionalen Spannungstrajektorien sichtbar. b Schädeldach eines menschlichen Fötus von 38 Wochen im durchfallenden Licht. Die radiären Streifen werden von dem blutreichen Knochenmark hervorgerufen. c Das Os parietale dextrum eines menschlichen Fötus von 78 mm Scheitelsteißlänge, das Spongiosanetz darstellend. (Nach Thoma).

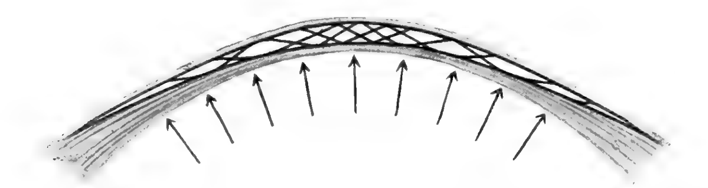


Fig. 293. Schematische Darstellung des Verlaufes der Knochenbalken vom Scheitelbein eines menschlichen Fötus von 78 mm Länge. Die Pfeile sollen die Ungleichartigkeiten des auf der Schädelinnenfläche lastenden Druckes zum Ausdruck bringen. (Nach Thoma.)

wie bei den meisten Hunderassen, dann reichen die Bälkchen der Zugtrajektorien bis zum anderen Ende der Verbiegung, d. h. unter Umständen bis über die Schaftmitte hinab. Wirken beide Momente zusammen, ist z. B. ein Knochen stark gekrümmt und dabei vorwiegend auf Biegung beansprucht, wie z. B. beim Seehund, so ist die ganze Markhöhle von Trajektorien durchzogen. Steht ein Tier in solchem Falle außerdem tief in der Reihe der Wirbeltiere (Schildkröten), dann ist die Markhöhle vollständig von Knochenmasse eingenommen, also kompakt. Nur gegen die Epiphysen hin spaltet sich die massive Diaphyse der Chelonier in die charakteristischen Spongiosabälkchen. Auch bei den Walen ist die Diaphysencorticalis auffallend dick und der ganze Binnenraum von Spongiosa erfüllt. An dem Radius (resp. Ulna) der Sirenen (Delphin) ist, wie Roux fand, eine mit Rücksicht auf die nach den funktionellen Verhältnissen zu erwartende Biegungskonstruktion für Biegungsbeanspruchung, wesentlich bloß in einer Fläche, in einer Weise typisch entwickelt, wie sie noch an keinem anderen Skeletteil beobachtet worden ist."

Die beistehende Figur (Fig. 294a) zeigt nach Roux einen Längsschnitt des Radius in Richtung der Biegungsbeanspruchung. In dem Umriß sind in schematischer Weise die Richtungen der Spongiosazüge eingetragen. „Die Biegungsflächen (Hauptflächen), welche von der Biegungseinwirkung direkt betroffen werden, sind mit sehr starker

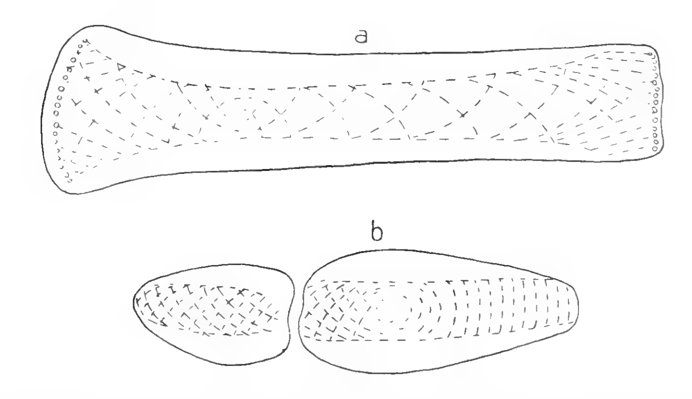


Fig. 294. a Radius eines Delphins. Mittlerer in der Richtung der Biegungsbeanspruchung geführter Längsschnitt. In den Umriß sind in schematischer Weise die Richtungen der Spongiosazüge eingetragen; die Compacta ringsum ist weiß gelassen. b Mittlere Querschnitte beider Vorderarmknochen vom Delphin. Die Compacta ist an den „Biegungsflächen" sehr dick, während an den „Seitenflächen" des Radius die Spongiosa bis an die Oberfläche geht. (Nach Roux.)

Compacta versehen, welche sich dann nach innen zu allmählich in die Spongiosa auflöst und so die typisch gerichteten Spongiosazüge hervorgehen läßt. Letztere bilden zwei rechtwinklig sich kreuzende Bogensysteme, je eines fast rechtwinklig gegen eine der beiden Compactalagen auslaufend. Im Mittelpunkte der Konstruktion also an der entlasteten Stelle, ist der Canalis nutritius." (Roux.) Sehr charakteristisch gestaltet sich das Bild des Querschnittes des Radius vom *Delphin* (Fig. 294b). Hier tritt die große Dicke der Compacta an den beiden „Biegungsflächen" sehr

deutlich hervor, während an den Seitenflächen des Radius die Spongiosa bis an die Oberfläche geht und nur durch eine ganz dünne kontinuierliche Lage abgeschlossen ist.

Wir sehen also auch an diesem Beispiele wieder, wie die Knochen in ihrer Struktur eine Vollkommenheit darstellen, die, um mit Roux zu sprechen, von der konstruierenden Technik nie erreicht, sondern die nur theoretisch abgeleitet werden kann.

In überaus anschaulicher Weise hat Roux versucht, den Verlauf der Trajektorien an Modellen sozusagen unmittelbar sichtbar und so auch höchst komplizierte Einzelfälle der Analyse zugänglich zu machen. Rouxs „Methode der mechanischen Selbsterzeugung der Trajektorien durch die Beanspruchung“ ist im Prinzip sehr einfach: „An einem Gummimodell des zu deutenden Objektes macht man die bei Druck, Zug, Biegung oder Torsion desselben entstehenden Linien stärksten Druckes resp. Zuges dadurch oberflächlich wahrnehmbar, daß man die Oberfläche vorher recht gleichmäßig mit flüssigem Paraffin überstreicht. Bei der Deformation durch Biegung entstehen in dem Paraffinüberzuge Sprünge, welche an Stellen überwiegenden Zuges rechtwinklig zum Zuge, an den Stellen überwiegenden Druckes rechtwinklig zum Druck gestellt sind. Zeichnet man diese Linien ab und zu jedem System noch das zugehörige rechtwinklige hinein, so gewinnt man eine vollkommene Uebersicht der Zug- und Drucktrajektorien.“ Bloß ein Liniensystem und zwar entsprechend den Richtungen stärkster Zugbeanspruchung erhält man nach Roux bei Verwendung schlechten Gummis (graues schwefelreiches Gummi, dessen glatte Oberfläche an der Luft rigid geworden ist).

Von allergrößtem Interesse für die Auffassung der im vorstehenden erörterten Verhältnisse der Knochenarchitektur und namentlich für deren Entstehung ist eine im Jahre 1871 von Jul. Wolff (126—132) gemachte fundamentale Entdeckung, daß nämlich die Knochen sich in ihrer Struktur neuen statischen Bedingungen, d. h. neuen Druck- und Zugwirkungen derart anzupassen vermögen, daß in genügend langer Zeit der Knochen die dieser neuen Funktionsweise auf das Vollkommenste entsprechende zweckmäßige Struktur und Gestalt erlangt. Nach Wolff handelt es sich hier um ein allgemeines Gesetz, welches er als „Das Gesetz der Transformation der Knochen“ bezeichnet und als dasjenige Gesetz definiert, „nach welchem sich im Gefolge primärer Abänderungen der Form und Inanspruchnahme oder auch bloß der Inanspruchnahme der Knochen, bestimmte nach mathematischen Regeln eintretende Umwandlungen der inneren Architektur und ebenso bestimmte denselben mathematischen Regeln folgende sekundäre Umwandlungen der äußeren Form der betreffenden Knochen vollziehen“. In dem seinem Werke beigegebenen Atlas hat Wolff eine große Reihe von Knochenpräparaten abgebildet, welche ausgezeichnete Beispiele solcher im individuellen Leben infolge pathologischer Aenderungen der Knochenform neuerworbener funktioneller Knochenstrukturen darbieten.

Ich will hier an ein von W. Roux sehr genau untersuchtes Trockenpräparat einer Kniegelenksankylose eines erwachsenen Menschen anknüpfen, da es vorzüglich geeignet ist, die hier in Betracht kommenden Verhältnisse zu illustrieren. Die betreffenden Präparate sind auch in dem Wolffschen Werke photographisch reproduziert. Die Stümpfe

des Femur und der Tibia sind in einem Winkel von 80° miteinander verschmolzen. Beide Knochen gehen ohne Abgrenzung ineinander über. Bei der Zerlegung in Sagittalschnitte ergab sich, daß man drei von innen nach außen aufeinanderfoglende Strukturtypen unterscheiden kann. Der erste Typus an der Innenseite (Fig. 295 1) wird durch zwei rechtwinklig zueinander stehende Bälkchensysteme repräsentiert, von denen das eine rechtwinklig zur Abgrenzungskontur an der konvexen Seite beginnt und in allmählichen Bogen konvergierend gegen die Konkavität hinzieht. Das zweite Balkensystem steht überall rechtwinklig zum ersten und ist stärker entwickelt an der konvexen Seite des Präparates. Der zweite Strukturtypus (Fig. 295 2), entsprechend den mittleren Partien des Präparates, besteht aus drei Hauptsystemen. Das eine verbindet die vorderen kompakten Lagen der Knochen, das andere die hinteren und das dritte steht rechtwinklig zu den beiden ersten und verbindet sie miteinander. Das erste dieser Systeme verläuft parallel der vorderen Profilkontur des Präparates, es ist das Zugsystem, während das zweite, das Drucksystem, am hinteren Profil liegt und hier so dicht ist, daß es stellenweise kompakte Beschaffenheit annimmt. Beide Systeme werden gegenseitig durch das dritte System, das Stützsystem, gestützt. Seine Bälkchen, konvergierend von der konvexen zur konkaven Seite verlaufend, finden sich nur an der Stelle stärkster Krümmung, nämlich der Vereinigungsstelle beider Knochen. Der dritte Strukturtypus findet sich nach der Außenseite hin. Er besteht wieder aus zwei Systemen, von denen das erste mit dem Zugsystem an der konvexen Seite der den zweiten Typus darstellenden Schnitte übereinstimmt. Dagegen fehlt an der konkaven Seite ein Drucksystem, da hier die Compacta beider Knochen durch einen Spalt getrennt ist. Gleichwohl ist aber auch hier ein Stützsystem ausgebildet. Es zieht von der hinteren Compacta nach der vorderen, aber so, daß die Fasern gegen die Konkavität hin konvergieren. Dies Stützsystem entsteht durch Auffaserung der hinteren Compacta, biegt in Bogen, deren Konvexität gegen die Konkavität des Präparates gerichtet ist, nach vorn, um rechtwinklig zum Zugsystem zu endigen. Der Verlauf dieses Zugsystemes entspricht im wesentlichen der normalen Struktur des Femur und der Tibia. Um nun der schwierigen und anscheinend kaum lösbaren Aufgabe, die 3-fache Verschiedenheit in der Stuktur, sowie die Züge jeder dieser 3 Typen zu erklären, näher zu treten, versuchte Roux an Gummimodellen nach den schon erwähnten Methoden den Verlauf der Trajektorien nachzuahmen, indem er zunächst nach den besonderen Bedingungen suchte, die sich an dem Knochenpräparate an jeder der drei durch besondere Struktur ausgezeichneten Stellen fanden und diese dann bei der Beanspruchung des Gummimodells nachahmte.

Die miteinander verwachsenen Knochenenden des Femur und der Tibia werden, wie man leicht sieht, in erster Linie auf Biegung beansprucht und zwar liegt der Ort der stärksten Biegung etwas femoralwärts von einem an der konkaven Seite hervortretenden Höcker. Um diese Stelle gruppieren sich alle Druck- und Zugbälkchen als Mittelpunkt der ganzen Konstruktion. Ich erwähne nur den Strukturtypus II als den bei weitem wichtigsten. „Zum Zweck der trajektoriellen Analyse derselben ahmte Roux (l. c.) das Präparat in einer dicken bogenförmigen Gummiplatte in der Weise nach, daß er die-

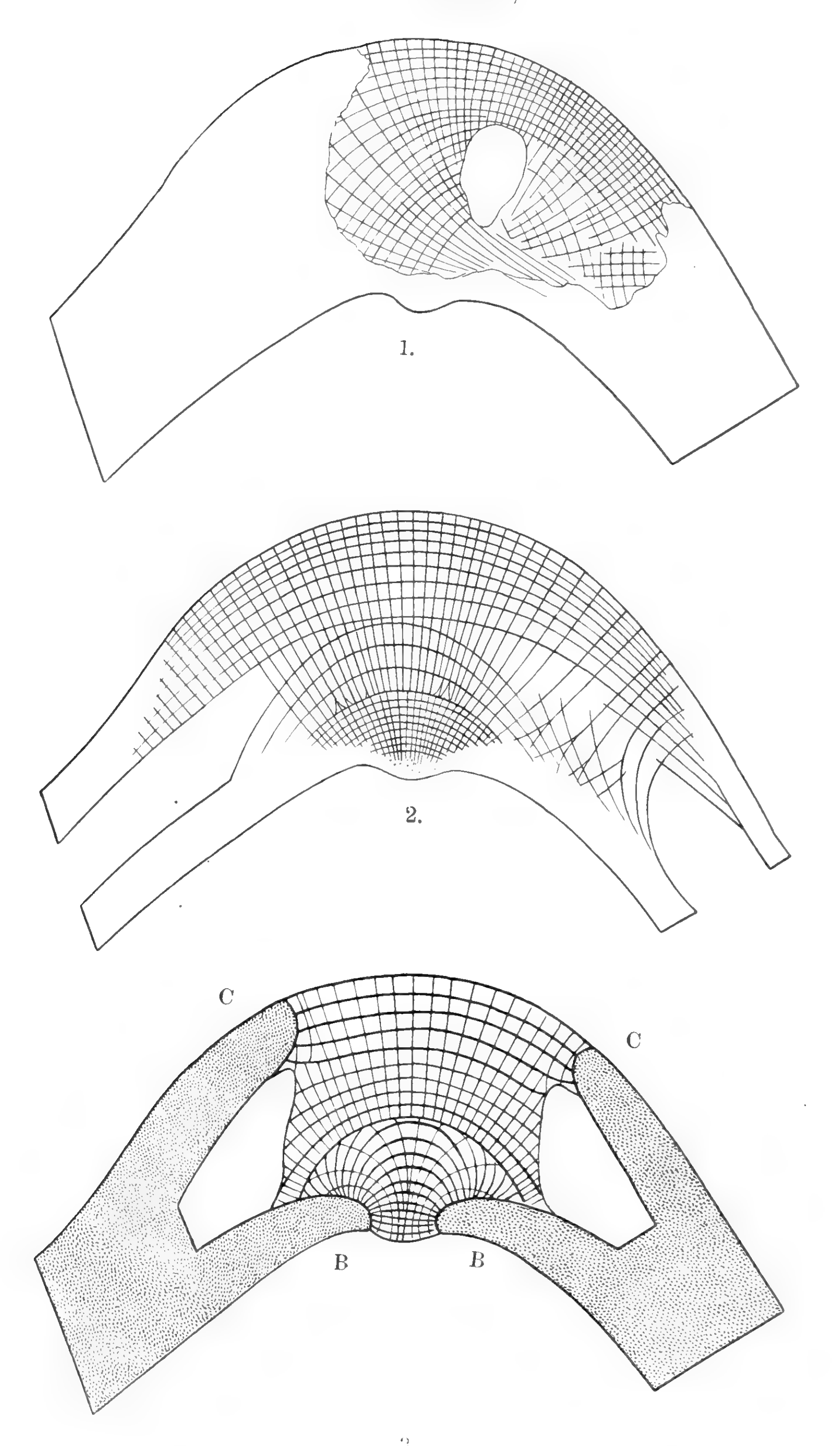


Fig. 295. Architektur der Spongiosa in einer Kniegelenksankylose (Mensch). (Nach Roux.)

selbe von der Seite her ausschnitt und dann zwischen je zwei seitlich gleichfalls ausgeschnittene Holzplatten befestigte, wie es Fig. 295 3 zeigt. Diese Platten entsprechen der Compacta des Präparates. Den fraglichen Verlauf der Trajektorien erhielt Roux dadurch, daß er den mit Paraffin bestrichenen Gummibalken gleichzeitig von gegenüberliegenden zirkumskripten Stellen einem Druck aussetzte, dessen pressende Kräfte etwas schräg gegeneinander wirken, entsprechend den Verhältnissen des Präparates. Wird nun auf diese Weise das Modell von beiden Seiten her zusammengebogen, so muß in ihm an der konkaven Seite Druck, an der konvexen Zug entstehen. Der erstere wird durch die Balken *BB*, der letztere durch die Balken *CC* ausgeübt. Indem die Angriffspunkte beider Arten von Kräften, welche auf das Verbindungsstück einwirken, beträchtlich voneinander entfernt sind, entwickeln sich die beiden Beanspruchungssysteme zunächst selbständig. Die von beiden Angriffsstellen des Zuges *CC* ausgehenden Zugtrajektorien verbinden sich gegen die Mitte etwas divergierend miteinander, während die von *BB* beiderseits ausgehenden Drucktrajektorien, radiär nach allen Seiten ausgehend, in der Symmetrieebene, welche sie rechtwinklig schneiden, aufeinander stoßen. So zeigen es Modelle und Präparate übereinstimmend. Da aber die pressenden Schenkel *B* und *C* jederseits, entsprechend der Compacta des Gesamtpräparates, ein einheitliches Ganzes darstellen, so müssen die beiden Arten der Beanspruchung ebenfalls aneinander gebunden sein. Je stärker das ganze Gebilde gebogen wird, desto mehr nähert sich daher die Verbindungslinie der Enden der Zugstangen *CC* derjenigen der Enden der Druckbalken *BB*. Dadurch aber entsteht ein Druck beider Beanspruchungssphären gegeneinander. Die an und für sich vorgewölbte Drucksphäre wird durch die Zugsphäre abgeplattet werden. Dieser Druck wird sich auf dem kürzesten Wege in rechtwinklig zu beiden Systemen stehenden radiären Richtungen von der konkaven nach der konvexen Seite fortpflanzen. Wenn dies Gebilde nicht massiv sein, sondern mit einem Minimum an Material der Beanspruchung genügen soll, so müssen zunächst kontinuierliche Bälkchen an der konvexen Seite, entsprechend den Zugtrajektorien und an der konkaven Seite, entsprechend den Drucktrajektorien vorhanden sein und wegen des sekundären Zuges und Druckes müssen beide Arten von Trajektorien durch schwächere, rechtwinklig zu ihnen stehende Bälkchen verbunden sein. Um den Widerstand gegen die Biegung zu erhöhen, muß dann noch ein drittes Stützsystem vorhanden sein, welches, zwischen die beiden anderen Systeme eingefügt, den konstanten Abstand derselben sichert. Dies System braucht deshalb nur an der innersten schwächeren Vereinigungsstelle beider Knochen vorhanden zu sein, da, wie am Modell, an den beiden Röhrenknochen durch die dicke Compacta die Druck- und Zugseite distal und proximal fest miteinander verbunden ist. Es entspricht demnach die trajektorielle Struktur des Gummimodells in allen charakteristischen Zügen dem zweiten Typus der Struktur des Knochenpräparates, abgesehen von einigen Resten der alten normalen Struktur am Femur (zit. nach Reinke, l. c.)."

So ist es denn Roux durch eine höchst ingeniöse Methode gelungen, an einer ganz neu entstandenen Knochenstruktur, wo also der Faktor der Vererbung weniger mithineinspielt, den mathematisch genauen Beweis zu liefern, daß diese wunderbar feine Struktur

genau der Funktion entspricht, daß die Natur mit einem Minimum von Material das Maximum der Beanspruchung leistet, und zwar so, daß diese ganze Struktur durch den Einfluß der Funktion selbst auf die Knochenbildungszellen entstanden ist, wodurch also das Prinzip dieser funktionellen Struktur und die aus ihr resultierende funktionelle Gestalt mechanisch erklärt wird. Aus dieser Fähigkeit der funktionellen Anpassung der Knochen folgt der praktisch wichtige Schluß, daß, wenn man deformierten Stützorganen künstlich die Bedingungen zu normaler Funktionierung verschafft, sich beim Gebrauch allmählich die der normalen Funktion entsprechende Form und Struktur von selber herstellt, auf welchem Prinzip die funktionelle Orthopädie beruht. Das, was uns an diesem wunderbaren Prinzip noch dunkel bleibt, ist die spezifische Wirkung des funktionell trophischen Reizes auf die Knochenzellen, deren Tätigkeit durch die Funktion in bestimmte Richtung gelenkt wird. Es wird auch hier die direkte Entstehung des Zweckmäßigen in die qualitative Leistung der Zellen als Elementarorganismen zurückverschoben und somit im Grunde auf ein reines Zellproblem reduziert (Reinke).

Man könnte nun leicht auf die Vermutung kommen, daß diese merkwürdige funktionelle Anpassung der Knochenstruktur, die wir in dem oben erörterten Falle als unzweifelhaft direkt durch die abnorme Art der Beanspruchung entstanden ansehen müssen, auch unter normalen physiologischen Bedingungen sich jedesmal erst unter dem Einfluß des Gebrauches der Knochen im Individuum entwickelt. Indessen hat J. Wolff schon 1870 gezeigt, daß sich die Spongiosaarchitektur schon vor Inanspruchnahme der Knochen ausbildet, also vererbt wird. „Der Bau der Spongiosa ist“, wie R. Schmidt sagt, „bei den Embryonen nicht ein getreues verkleinertes Abbild des der erwachsenen Individuen; er ist nur in den Hauptzügen derselbe. Zug- und Druckbälkchen konvergieren bereits gegeneinander, die Querbälkchen verbinden dieselben senkrecht. Der Knochen macht während des intrauterinen Lebens einen Entwicklungsgang durch, der die Architektur allmählich herausarbeitet.“ Wie Zschokke (134, 135) anführt, zeigen Schweine, welche konstant in so engen Käfigen gehalten werden, daß von einer Bewegung kaum die Rede sein kann, trotzdem so ausgezeichnet entwickelte Extremitätenknochen, daß sie einer verlangten Mehrleistung aufs beste angepaßt sind. Plötzlich in Freiheit gesetzt, vermögen solche Tiere die tollsten Sprünge auszuführen, ohne daß ihre Knochen brechen, obschon sie während ihrer ganzen Entwicklung höchstens zum Stehen gebraucht worden sind. Es sind also diese Knochen auf dem Wege der Vererbung für eine bestimmte Maximalleistung gebildet, nicht bloß für das Stehen.

Der Verlauf der Spongiosabildung im embryonalen Leben vor jeder Beanspruchung ja selbst vor Ausbildung arbeitsfähiger Muskelfasern ist nach R. Schmidt folgender: „Die anfangs kompakte Diaphyse löst sich nach dem Eintreten der Periostalknospe in rechtwinklig angeordnete Spongiosamaschen auf, deren Hauptstränge parallel der Knochenachse gegen die Epiphysen vordringen, um sich schließlich hier einander zuzubeugen. Die Spongiosa der Diaphysenmitte wird darauf resorbiert, eine Markhöhle entsteht, während die Spongiosa an der Diaphysenoberfläche sich verdichtet und mit der vom Periost aus

gebildeten Knochensubstanz zur Compacta verschmilzt. Je weiter die Markhöhle dann um sich greift, um so gröber, aber auch geordneter wird die Spongiosa. Da diese Grundzüge der Architektur sich ausbilden, ehe noch die Muskelelemente kontraktil sind, kann die Ursache nicht unmittelbar im Gebrauche zu suchen sein, in direkter Selbstgestaltung durch funktionelle Anpassung. Das will sagen, der Spongiosabau ist ererbt." Da nun auch die phylogenetische Entwicklung der Knochenarchitektur lehrt, daß die zweifellos ältesten Wirbeltierformen kompakte Knochen besaßen, so wird man R. Schmidt wohl beipflichten können, wenn er annimmt, daß der Knochen „ursprünglich ein massives Gebilde war, das eine besondere Architektur erst nach langen Generationen bei stets wiederkehrend gleichem Gebrauch erhalten konnte."

Es will mir scheinen, daß wir in sicher vererbter Knochenstruktur vielleicht das einwandfreieste Beispiel einer Vererbung individuell erworbener Eigenschaften besitzen. Wenn wir sehen, daß sich unter pathologischen Verhältnissen sozusagen unter unseren Augen eine der abnormen Beanspruchung auf das feinste angepaßte Veränderung der Knochenstruktur vollzieht (Wolffs Transformationsgesetz), und wenn wir eine der normalen physiologischen Inanspruchnahme auf das genaueste entsprechende Struktur vererbt vorfinden, so kann man doch, wie ich meine, kaum zweifeln, daß ursprünglich auch diese normale Struktur durch funktionelle Anpassung und nicht etwa durch Selektionsprozesse (Auswahl zufälliger Veränderungen) entstanden ist. Dann hätte man es aber mit einem reinen Fall zu tun, wo die durch die Funktion erworbenen Eigenschaften erblich geworden sind. „Die Funktion bildet durch Transformation und deren Vererbung eine normale Architektur so frühzeitig aus, daß das Junge bei seiner Geburt für den normalen Gebrauch geeignete Gliedmaßen vorfindet. Kommt es nun mit einer Deformität zur Welt, die ihm vielleicht bei der Geburt zugefügt worden ist, da tritt die Funktion trotzdem in ihre Rechte; denn die Muskeln und Bänder an dem deformen Gliede funktionieren. Die Funktion tritt jetzt ganz selbständig als Baumeisterin auf und bessert den Schaden in gleich einfacher wie zweckmäßiger Weise, wiederum mathematischen Gesetzen gehorchend aus." (J. Wolff.) Roux hat meiner Ansicht nach schon ganz richtig bemerkt (Ges. Abh. Bd. 1, p. 125), daß gerade die feinere Struktur der Knochenspongiosa, durch welche mit einem Minimum von Substanz der größte Widerstand geleistet wird, nur unter ganz unmöglichen Voraussetzungen als nur durch Selektion entstanden angesehen werden kann. „Die funktionelle Anpassung schafft im Gegensatz zur Selektion, welche bloß die neuen Charaktere züchtet, die ganze innere harmonische Ausgestaltung des Organismus in Millionen zueinander und zu den neuen Charakteren passenden zweckmäßigen Einrichtungen." (W. Roux.)

3. Der histologische Bau der Knochensubstanz in funktioneller Beziehung.

a) Spongiosa.

Wir haben bisher nur von der gröberen Konfiguration der Knochenspongiosa gesprochen, ohne ihren elementaren Aufbau im einzelnen zu berücksichtigen. Es bleibt nun übrig, auch diesen noch ins Auge zu fassen und es wird sich dabei zeigen, daß sich die Zweckmäßigkeit des Baues bis in die feinsten Strukturverhältnisse hinein leicht nachweisen läßt. Im Anschluß an Roux hat neuerdings F. A. W. Gebhardt vortreffliche Untersuchungen über diesen Gegenstand veröffentlicht, auf welche im folgenden vor allem Bezug zu nehmen sein wird (39—42). Aus der Fülle des Stoffes kann ich hier allerdings nur eine geringe Auswahl bieten, doch dürfte sie genügen, um zum Studium der Originalarbeiten anzuregen, das gar nicht genug empfohlen werden kann.

Roux unterscheidet 4 Arten von Bausteinen oder statischen Elementen, aus denen alle überhaupt vorkommenden Spongiosaformationen sich aufbauen. 1) Das Knochenröhrchen (Tubulus osseus) für Beanspruchung in einer Hauptrichtung, d. h. in Richtung der Achse des Röhrchens. Die daraus aufgebaute Röhrchenspongiosa (Spongiosa tubulosa) besteht aus sich innig berührenden gleichgerichteten Knochenröhrchen, deren Wände entweder nur wenig oder andererseits vielfach durchbrochen sind (Spongiosa tubulosa completa und Spongiosa tubulosa incompleta), die erste für große Festigkeit, die letztere für geringere Beanspruchung bestimmt. Die Spongiosa tubulosa bildet gewissermaßen die Grundform aller anderen Spongiosatypen und findet sich in typischer Weise entwickelt in den Wirbelkörpern der Wale (Fig. 296a). Der Verlauf der Röhrchen ist im

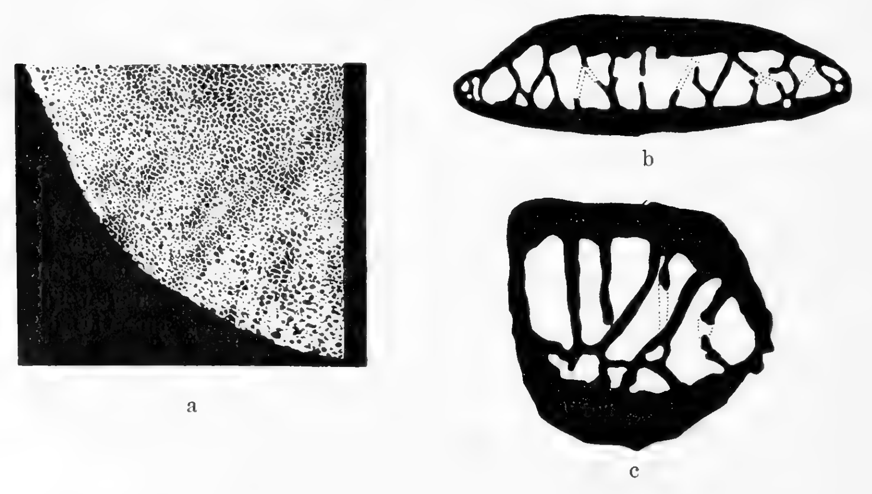
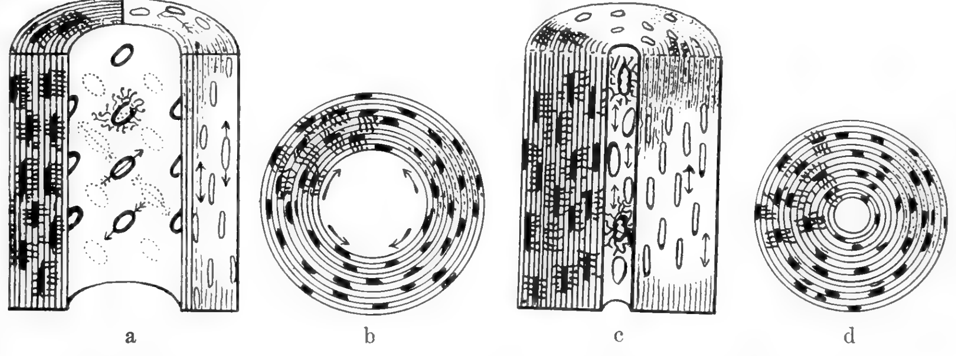
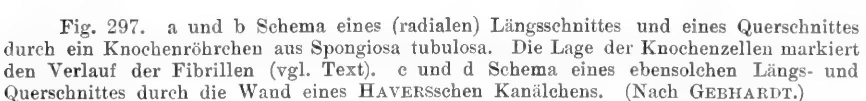


Fig. 296. a Teil eines Querschnittes durch einen Wirbelkörper eines Wales. Sämtliche Tubuli im Querschnitt getroffen (Spongiosa tubulosa completa). b Querschnitt einer menschlichen Rippe etwa im mittleren Verlaufsdrittel (Spongiosa lamellosa). Die Compacta an der bei Vermehrung der natürlichen Krümmung beim Zusammenbiegen „gedrückten“ Innenseite übertrifft an Dicke die dabei „gezogene“ Außenseite. c Querschnitt einer Rippe vom Panther. (Nach Roux.)

allgemeinen ein ziemlich gerader; doch läßt der Längsschnitt erkennen, daß die Röhrchen sich hier und da verzweigen und mit benachbarten anastomosieren. Die Röhrchenwand zeigt durchaus die Struktur der Lamellensysteme, welche in der Compacta menschlicher Röhrenknochen die HAVERSschen Kanäle umgeben. Wie dort, so steht meist auch hier, wenn man sich das Knochenkörperchen als Ellipsoïd mit drei verschiedenen Achsen vorstellt, die größte Achse dieses Ellipsoïds häufig mehr in der Röhrenachse, die mittlere quer zu ihr immer aber der durch beide gegebene größte Schnitt des Körperchens tangential, die kleinste Achse radial in der Röhrenwand. Diesem Bau entspricht auch das Verhalten der Röhrchenquerschnitte im polarisierten Licht. Der ganze Umkreis der Wand zeigt zwischen gekreuzten Nicols ein dunkles Kreuz, dessen Schenkel den Polarisationsebenen entsprechen. Ueber einem Gipsplättchen Rot I. Ordnung sieht man ein „negatives Kreuz". Man muß daher annehmen, daß die einachsig + doppeltbrechenden Fibrillen der Knochengrundsubstanz in der Wand der Röhrchen tangential gelagert sind oder wenigstens eine Schräglagerung in tangentialen Ebenen besitzen. Im Längsschliff (Fig. 297a) erscheinen die Röhrchenwände nur aus wenigen Lamellen gebildet, deren Grenzlinien der Achse des Röhrchens parallel verlaufen. Die Knochenzellen zeigen an jedem radialen (mit Bezug auf die Röhrchenachse) Längsschnitte der Röhrchenwand eine scheinbare durchgängige Längsanordnung. Wo die Wand dagegen flach gestreift, also in Flächenansicht im




Fig. 297. a und b Schema eines (radialen) Längsschnittes und eines Querschnittes durch ein Knochenröhrchen aus Spongiosa tubulosa. Die Lage der Knochenzellen markiert den Verlauf der Fibrillen (vgl. Text). c und d Schema eines ebensolchen Längs- und Querschnittes durch die Wand eines HAVERSschen Kanälchens. (Nach GEBHARDT.)

Schliffe sichtbar wird, ist dies keineswegs der Fall, sondern die Körperchen, deren große und mittlere Achse jetzt in die Objektebene fallen, liegen sehr schräg zur Röhrenachse, indem ihre lange Achse mit der Röhrenachse einen Winkel von etwa 45° bildet. An etwas dickeren Schliffen bemerkt man oft ein lageweises Kreuzen der Richtungen der großen Achsen der Knochenkörperchen. Da nun nach den Untersuchungen von v. EBNER die lange Achse der letzteren der Fibrillenrichtung entspricht, so muß man schließen, daß diese optischen aktiven Elemente des Knochens den Hohlraum des Röhrchens in Spiraltouren umkreisen, deren Windungen in benachbarten Schichten sich in entgegengesetzten Richtungen kreuzen. Die fibrillären Elemente der Röhrchenwandungen verlaufen in den Spongiosaröhrchen tangential und gleichzeitig sehr stark geneigt zur Achse. Dabei wechselt die Verlaufsrichtung in verschiedenen Lamellen genau wie in der Wand HAVERSischer Kanälchen, von denen überhaupt nur ein quantitativer Unterschied, nämlich in der Stärke der Verlaufsneigung gegen die Röhrenachse besteht (Fig. 297c), indem diese bei den Spongiosabälkchen

viel größer ist. Dem entspricht auch vollkommen das optische Verhalten der Längsschliffe. Durchschneidet ein solcher die Wand eines Röhrchens in radialer Richtung, so zeigt er zwischen gekreuzten Nicols mit Gipsplättchen Rot I. Ordnung deutliche Längsorientierung der optischen Achsen, die flach liegenden Wandstellen dagegen sind mit ihren optischen Achsen schräg oder selbst quer orientiert. Es erscheinen also die Wandlängsdurchschnitte z. B. in Additionsfarben, die Wandflächenansichten gleichzeitig in Subtraktionsfarben. Sehr rein tritt ein Aufbau aus solchen Knochenröhrchen (tubulöse Struktur) auch am Hirschgeweih hervor. Auch im Caput femoris des Menschen besteht bei nicht über 30-jährigen Individuen die Spongiosa aus mehr oder weniger gekrümmten, verzweigten und miteinander kommunizierenden Röhrchen.

Es ist bekannt, daß im Aufbau der Knochen die Spongiosa tubulosa besonders häufig auf Druck- und Strebefestigkeit in der Richtung der Röhrchenachse in Anspruch genommen wird. Es bedarf in diesen Fällen der Ausbildung von Einrichtungen, welche die Aufnahme der Gewalteinwirkungen dem tragfähigen Röhrchensystem übermitteln, und so entsteht meist eine besondere Druckaufnahmefläche mit etwas abweichendem Bau. In den Randpartien seiner Stirnflächen bietet der Walfischwirbel auch hierfür sehr typische Verhältnisse dar und ähnlichen begegnet man unter allen Gelenkflächen. Die beistehende schematische Zeichnung (Fig. 298) soll hiervon eine Vorstellung geben. Die durch die Spiralen angedeuteten Röhrchen endigen in einer Endplatte mit nach beiden Seiten schräg von der Längsrichtung abbiegender und nach mannigfachen Durchkreuzungen wieder annähernd zu ihr zurückkehrender Faserung. Zahlreiche eingestreute Hohlräume („Pilae osseae" Roux) vermögen an dieser Hauptfaserung nicht viel zu ändern und geben der ganzen Oberflächenschicht den Charakter der von Roux so genannten Spongiosa pilosa, die hauptsächlich für Widerstand gegen Beanspruchung dient, die hochgradig und allseitig in ihrer Richtung wechselt. Die ganze Oberflächenschicht ist nach oben abgeschlossen durch einen senkrecht zur Wirbelendfläche (resp. Gelenkfläche) gefaserten knochenkörperchenfreien Saum (Fig. 298).

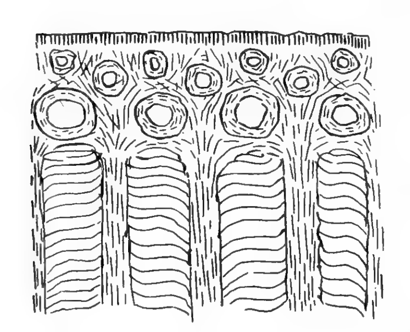


Fig. 298. Schema einer Druckaufnahmefläche (*Spongiosa pilosa*). (Nach Gebhardt.)

Eine der verbreitetsten Formen der Spongiosa ist die Spongiosa lamellosa (Roux), die aus großen Platten ohne oder mit kleineren Plättchen oder Bälkchen dazwischen zur queren Versteifung der großen Platten besteht (Fig. 296 b, c). Sie ist nach Roux für hohen Widerstand zum Teil bei stark wechselnder Richtung der Beanspruchung innerhalb der Fläche der Platte oder bei starker Einwirkung lebendiger Kraft (Stoß) eingerichtet und findet sich z. B. in den Condylen der Winkelgelenke (Femur) sowie (zur Aufnahme von Stößen bestimmt) im Hornfortsatz des Büffels, im Femur des Straußes. In den Femurcondylen des Menschen liegen die Plättchen annähernd parallel der Beugungsebene des Kugelgelenkes und werden daher von Frontal- und Transversalschnitten der Condylen ziemlich senkrecht getroffen, während Sagittalschnitte ihre Flächenansicht zeigen. Betrachtet man eine einzelne Lamelle, so findet man ihre Oberfläche mit Leistchen, Zäckchen und Stiftchen besetzt, welche ursprünglich die Wände von Kanälchen bildeten. Ueber die Entstehung der lamellösen Struktur aus Röhrchen gibt besonders die Untersuchung (eines Transversalschliffes) im polarisierten Licht Aufschluß. Es zeigt sich dann das Gesichtsfeld beherrscht von zirkulär geschlossenen, ringförmigen

Doppelbrechungsgebieten, in denen die optische Achse eine in Beziehung auf die ringförmigen Felder tangentiale Anordnung zeigt, ganz ähnlich wie bei der Spongiosa tubulosa. In der Flächenansicht der Lamellen findet man die optische Achse in der Regel mäßig schräg gegen die Längsachse des Knochens geneigt. Doch finden, vielfache Durchkreuzungen der Fibrillenzüge statt, wobei die Hauptresultante ziemlich in der Längsachse verläuft. In besonders ausgezeichneter Entwicklung finden sich die Lamellen in den Gelenkenden der Hinterextremitäten vom afrikanischen Strauß. Fig. 299a zeigt den sagittalen Durchschnitt eines Femurkondylus und darin die prachtvolle Lamellenarchitektur. Ganz grobe bis zu 5 mm dicke Schrägleisten finden sich bei demselben Vogel auch im Innern der Diaphysen angeheftet; sie stehen zur Längsachse des Knochens etwa unter 45° von beiden Seiten geneigt und durchkreuzen sich gruppenweise symmetrisch zur Knochenlänge unter meist rechten Winkeln (Fig. 299b). Einer ganz gleichen Architektur, deren Bedeutung noch zu besprechen sein wird, begegnet man auch in den Diaphysen mancher Säugetierknochen (Femur vom Rind, Maulwurf, Känguruh, Fig. 299c). Auch das untere Femurende vieler großer Katzen besitzt sehr regelmäßigen lamellösen Bau, ferner finden sich Spongiosalamellen in den Rippen der meisten Säugetiere an der Stelle ihrer stärksten Krümmung. Sie liegen hier angenähert in der durch die quere Breitenausdehnung der Rippe bestimmten Biegungsebene, verbinden also Außen- und Innenfläche miteinander (Fig. 296b, c). Dabei bedeutet es eine höhere Stufe der Architektur (genau wie im „Fachwerk“ der Technik), wenn statt des einen parallel zur Biegungsebene gelegenen Lamellensystems zwei symmetrisch zu jener geneigte zur Ausbildung gelangen, wie es bei Säugern vielfach der Fall ist. (Man beachte an dem in Fig. 296b dargestellten Querschnitt einer längeren menschlichen Rippe, daß die „Compacta“ der bei Vermehrung der natürlichen Krümmung beim Zusammenbiegen gedrückten Innenfläche an Dicke die dabei gezogene Außenfläche beträchtlich übertrifft.) Auch hier läßt sich die Entstehung der Lamellen aus den Wandungen längsverlaufender weiterer Tubuli leicht nachweisen. Ein ganz besonders zierliches Bild lamellöser Struktur bietet die auch von R. Schmidt schon von funktionellen Gesichtspunkten aus hervorgehobene Spongiosa des Hirnschädels mancher Vögel besonders der größeren Eulen (Fig. 299d). Auf einem queren zur Oberfläche senkrechten Durchschnitt sieht man die ganze Dicke der Hirnschale aus flach liegenden, durch sehr regelmäßige Bälkchenstreben in gewissen Abständen voneinander gehaltenen dünnen Einzelschalen bestehen. Auch in diesem Falle konnte Gebhardt durch Untersuchungen im polarisierten Licht zeigen, daß die Pfeiler und Plättchen nichts weiter sind, als Reste von Wandungen ursprünglicher Tubuli. Die auffallendsten Architekturbilder, denen wir im Skelett begegnen, werden meist durch eine Form der Spongiosa gebildet, die Roux als Spongiosa trabeculosa bezeichnet hat. Sie dient entsprechend der Widerstandsfähigkeit ihrer Bauelemente nur für Beanspruchung in ganz konstanter Richtung und zwar nach der Längsachse der Bälkchen und findet sich daher stets entfernt von den Druckaufnahmeflächen. So läßt sich ein Gebiet solcher Spongiosa oberhalb des Lamellengebietes der Femurcondylen beim Menschen, sowie in der oberen Tibiahälfte und endlich als Stützgerüst des Knochenmarkes in den unteren Teilen der Diaphysenhöhle des Oberschenkels nachweisen. Ein zusammenhängendes Stückchen solcher oft aus außerordentlich zarten und dünnen Bälkchen bestehenden Spongiosa liefert mikroskopisch oft ganz ähnliche Bilder, wie sie bei manchen Spongien durch Verschmelzung des Nadelgerüstes vorkommen (Hexactinelliden). Vielfach stoßen die Bälkchen rechtwinklig zusammen in einem Punkte. Im polarisierten Licht erkennt man, daß die optischen Achsen immer parallel dem Längsverlaufe der Bälkchen gerichtet sind, was auf eine gleiche Anordnung der Fibrillen hinweist. Auch die Spongiosa trabeculosa, die sich in der Patella des Menschen (und Elefanten) in besonders charakteristischer Entwicklung findet, ist durchwegs aus einer Spongiosa tubulosa

durch teilweise Resorption der Wände hervorgegangen. Betrachtet man einen Sagittalschliff durch eine menschliche Kniescheibe bei schwächster Vergrößerung zwischen gekreuzten Nicols mit Gipsplättchen Rot I. Oronung, so sieht man bei entsprechender Orientierung die Vorderhälfte des Knochens in nach außen zu steigenden Additions-, die Gelenkhälfte in nach der Gelenkfläche hin deutlicheren Subtraktionsfarben strahlen. Dies hat darin seinen Grund, daß nahe der Gelenkfläche die senkrecht zu dieser stehenden Bälkchen stark überwiegen, während umgekehrt nahe der Vorderfläche fast ausschließlich Bälkchen entwickelt sind, die in der Sehnenzugsrichtung liegen.

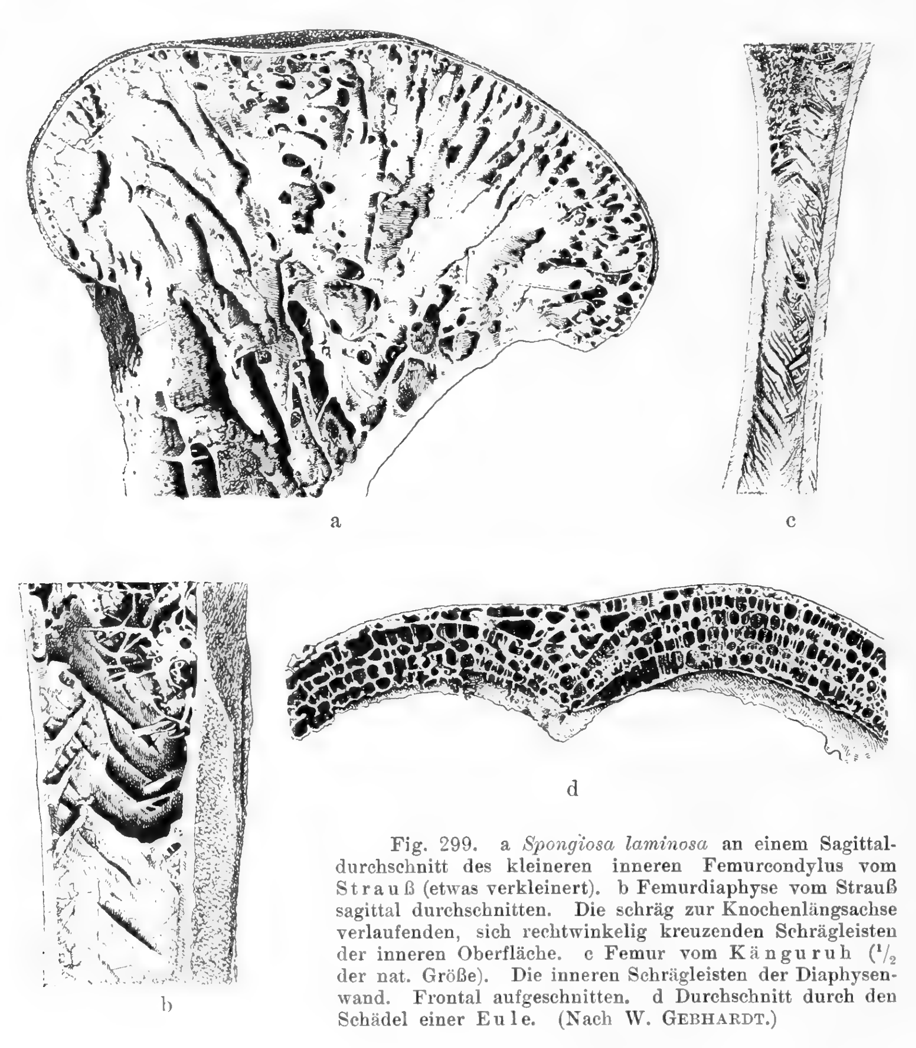


Fig. 299. a *Spongiosa laminosa* an einem Sagittaldurchschnitt des kleineren inneren Femurcondylus vom Strauß (etwas verkleinert). b Femurdiaphyse vom Strauß sagittal durchschnitten. Die schräg zur Knochenlängsachse verlaufenden, sich rechtwinkelig kreuzenden Schrägleisten der inneren Oberfläche. c Femur vom Känguruh ($^1/_2$ der nat. Größe). Die inneren Schrägleisten der Diaphysenwand. Frontal aufgeschnitten. d Durchschnitt durch den Schädel einer Eule. (Nach W. Gebhardt.)

b) Compacta.

Roux unterscheidet (l. c. p. 711) in der Subst. compacta zweierlei Gebilde als statische Elemente, die aus der Histologie bekannten Bestandteilen entsprechen (vgl. oben p. 1092 f.): erstens wieder Knochenröhrchen (Tubuli ossei substantiae compactae), kurze Tubuli Haversiani:

a) in der Richtung der Beanspruchung gelegene, für starken Widerstand in der Hauptrichtung bei Ersparung besonderen Materiales für die sekundäre Beanspruchung (Ringspannung),
b) mit der Längsachse nicht in der Richtung der Hauptbeanspruchung gelegene Röhrchen,

zweitens Platten (Laminae substantiae compactae, vereinigte Schichten von Grundlamellen). Die Substantia compacta dient nach ihm zur Zusammendrängung des festen Materials auf den kleinsten Raum zum Zweck der Erreichung höchstmöglichen Widerstandes an der Stelle der stärksten relativen Beanspruchung (l. c. p. 680).

In bezug auf die Anordnung der Knochenkörperchen, resp. der Fibrillen der Grundsubstanz ist offenbar der einfachste Fall jener, wo die Fibrillen parallel der Längsachse des Knochens verlaufen und womit dann auch die Stellung der langen Achse der Knochenkörperchen übereinstimmt. Tatsächlich gibt es aber keinen Röhrenknochen, in dem nicht auch gleichzeitig wenigstens Spuren einer anderen Anordnung in bezug auf den Querschnitt vorhanden sind. Als Beispiel einer im ganzen und zwar nicht immer deutlich geschichteten Diaphyse mit gleichzeitigem Längsverlauf der Fibrillenzüge und Längsorientierung der großen, zirkulären (tangentialen) Orientierung der mittleren Knochenkörperachse liefern die Extremitätenknochen des Frosches. Am Querschliff des Femur sehen wir konzentrische Reihen von Knochenkörperchen, die in tangentialer Richtung ziemlich dicht aufeinander folgen. Das Schnittbild ihres Leibes ist hier klein, ihre Ausläufer liegen sehr dicht gedrängt in radiärer Richtung. Der Radialschliff zeigt die Knochenkörperchen gleichfalls in Reihen, aber in Längsreihen, woraus sich ergibt, daß sie wirklich in ganzen konzentrischen Schichten innerhalb der Diaphyse liegen. Sie erscheinen hier mit langem schmalen spindelförmigen Leib mit dicht radiär gestellten Ausläufern. Auf dem Tangentialschliff erscheinen sie ziemlich breit-oval mit dicht verwirrten Ausläufern und mit annähernder Längsorientierung ihrer großen Achse. Schliffe von *Proteus* zeigten im ganzen ein gleiches Verhalten. In Tangentialansicht erscheinen die Knochenkörperchen außerordentlich breit, fast kreisrund, mit doppelkonturierten, als Röhrchen erscheinenden Ausläufern. Aehnlich einfach wie die Extremitätenknochen der Amphibien verhalten sich nur noch jene der kleinen Säugetiere (beispielsweise auch der Oberschenkel junger Mäuse und die Phalangen der Fledermäuse; vgl. GEGENBAUR, Vergl. Anat. d. Wirbeltiere, Bd. 1, 1898).

Sehr abweichend von dem typischen Bau der Compacta der Säugetierknochen gestaltet sich jener der Vogelknochen. Nach GEBHARDT sieht man auf dem Querschliff des Radius der Gans sich unmittelbar aneinander schließend konzentrisch gebaute rundliche Querschliffe von HAVERSschen Systemen, wenn man dieselben nach dem Vorgange v. EBNERS trotz des Nichtvorhandenseins wirklich lamellöser Schichtung so bezeichnen darf. Der ganze Schliff zeigt allenthalben und sehr deutlich die Querschliffe der hier sehr dicken Fibrillenbündel (vergl. Fig. 283). Die Knochenkörperchen der HAVERSschen Systeme stehen mit ihrer langen Achse parallel der des Knochens, mit ihren Flachseiten tangential zu dem konzentrischen System, dem sie angehören. Im Querschliff zeigt dementsprechend die ganze von HAVERSschen Systemen gebildete mittlere Zone der Diaphysenwand ziemlich überall ein optisch neutrales Verhalten. Die beiden Grundlamellen, deren Faserung gegen die Knochenachse geneigt ist, ergeben dagegen deutliche negative Kreuze.

Die verknöcherten Sehnen der Vögel schließen sich hier unmittelbar an. R. SCHMIDT untersuchte Längsschliffe von Sehnenknochen der Vögel (*Meleagris gallopavo*) und fand sie zusammengesetzt aus einer großen Menge verdickter Längsstränge, die ziemlich regelmäßig unter Winkeln von 45° Anastomosen aussenden. Das Ganze ist einer enggedrängten Spongiosa nicht unähnlich, doch besteht außer den Längssträngen auch das Zwischengewebe aus echtem Knochen. Das Gewebe

der Stränge ist aber fester gefügt. Die Knochenkörperchen sind groß und deutlich. Alle sind schlank, spindelförmig und mit ihrer Längsachse genau in die Richtung des Sehnenzuges gelagert. Ihre Fortsätze gehen rechtwinklig ab, um sich mit denen der nebenliegenden Reihe so zu verbinden, daß das Bild von Leitersprossen entsteht.

Prachtvoll entwickelte Sehnenknochen finden sich nach Walter Gebhardt (Rouxs Arch., Bd. 11, 1901, p. 490, Taf. 19, Fig. 59 u. 60) neben der Tibia der großen Watvögel (*Phoenicopterus*). Am Querschliff erkennt man schon bei 100-facher Vergrößerung sehr grobe Fibrillenbündel, die in ihrer Mitte vielfach ein Gefäß enthalten. Die Knochenkörperchen erinnern in ihrer Form noch sehr an Sehnenkörperchen. Sie treten besonders am Längsschliff deutlich hervor und erscheinen hier schmal und langgezogen-spindelförmig mit wenig deutlichen kurzen Ausläufern. In den Zwischenräumen der Fibrillenbündel lagen Reihen viereckiger Plättchen.

Es gibt aber bei Vogelknochen noch einen zweiten ganz verschiedenen Bautypus, der namentlich für die Femurdiaphyse charakteristisch ist. Das schönste Beispiel bietet das Femur des afrikanischen Straußes (Fig. 300a). Untersucht man einen Querschliff aus der Mitte der Diaphyse (der Radius des Diaphysenquerschliffes verläuft in der Figur von links nach rechts), so erscheint die Compacta aufgebaut aus lauter zur Markhöhle konzentrischen Blättern, mit zwischen ihnen liegenden Gefäßräumen, welche in Wahrheit die Durchschnitte von flächenhaft und gleichfalls konzentrisch zur Markhöhle sich erstreckenden Gefäßnetzen sind. Es erweist sich daher die ganze Diaphyse aus konzentrisch gleich dicken Einzelröhren, wie aus lauter ineinander geschobenen Blechröhren zusammengesetzt, ähnlich wie auch jedes einzelne Haverssche System eines Säugetierknochens denselben Bau sozusagen im kleinen nachahmt.

In überraschender Weise entwickelt findet sich ein solcher in toto konzentrischer Bau in manchen Fällen auch bei Säugetieren entwickelt. In der Tat genügt ein Blick auf den in Fig. 300b dargestellten Querschliff durch den Humerus vom Rinde um die Aehnlichkeit mit dem Straußenfemur hervortreten zu lassen. Hier wie dort handelt es sich um eine konzentrisch zur Markhöhle gelegene Blätterstruktur und der wesentlichste Unterschied besteht nur darin, daß sich beim Rinde die groben konzentrischen Blätter, aus denen sich die Diaphyse zusammensetzt, selbst wieder aus feineren Lamellen zusammensetzen, also in sich geschichtet sind. Die die Gefäßnetzquerschnitte radial verbindenden Kanälchen durchbrechen teils die Struktur, teils biegen Lamellen und Knockenkörperchenzüge ihnen parallel ab. Bei jugendlichen Säugern scheint der in toto konzentrische Bau der Compacta von Röhrenknochen sehr verbreitet zu sein und stellt somit sozusagen den ursprünglichen Zustand dar.

Was nun den Fibrillenverlauf in den typischen Haversschen Systemen der Compacta von Säugetierknochen betrifft, so hat, wie bereits früher besprochen wurde, schon v. Ebner eine rechtwinklige Kreuzung der Fibrillenrichtung in aufeinanderfolgenden Lamellen derart, daß die Fasern einmal longitudinal, das andere Mal quer (zirkulär) verlaufen, als besonders häufig bezeichnet. Später hat dann auch Kölliker (l. c. I, p. 285) diese Verhältnisse erörtert (vergl. oben p. 1092). Nach Gebhardt (41) finden sich Haverssche Systeme mit mehr oder weniger steiler Faserrichtung in allen Lamellen, bei Säugerknochen nur selten, um so häufiger dagegen, wie schon erwähnt, bei Vögeln. Bei sehr steilem Faserverlauf sind dann die Lamellengrenzen oft undeutlich oder ganz unsichtbar, doch können sie auch deutlich hervortreten, wenn die Faserrichtungsspirale abwechselnd rechts- und linksgängig ist. Denn dann ist der Kreuzungswinkel der doppelte gegenüber dem Neigungswinkel gegen die Systemachse. Schrägschnitte können dann sogar bei Neigungswinkeln über 30° (Kreuzungswinkel über 60°) Bilder von abwechselnd

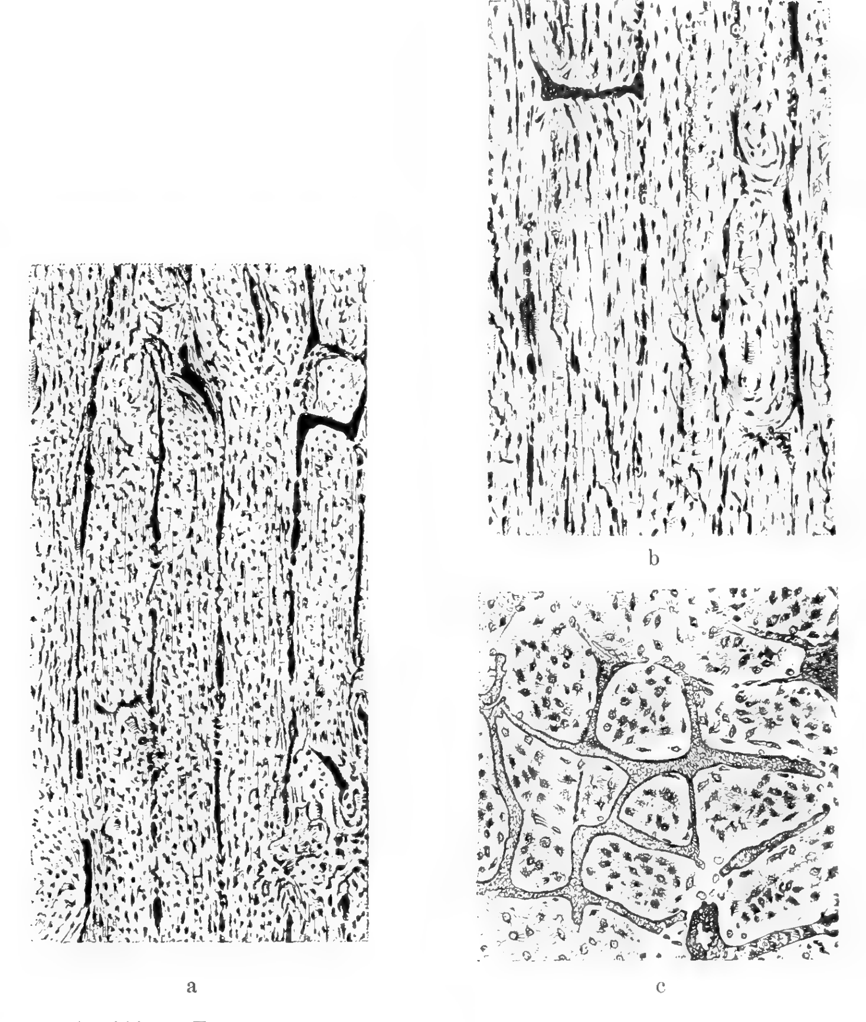


Fig. 300. a Femur vom Strauß. Querschliff aus der Mitte der Diaphyse. Der Radius derselben verläuft zur Figur von links nach rechts. Aufbau der Compacta aus lauter zur Markhöhle konzentrischen Blättern mit zwischenliegenden Gefäßräumen, welche in Wahrheit (vgl. Fig. c) die Durchschnitte von flächenhaft und gleichfalls konzentrisch zur Markhöhle sich erstreckenden Gefäßnetzen sind. b Humerus vom Rind. Teil eines Querschliffes der Diaphysencompacta. Gegenüber der Fig. a fällt hier die überall sehr deutliche konzentrische lamellöse Schichtung der Blätter auf. Die die Gefäßnetzquerschnitte radial verbindenden Kanälchen durchbrechen teils die Struktur, teils biegen Lamellen und Knochenkörperchenzüge ihnen parallel ab. c Rinderhumerus, Tangentialschliff. Flächenansicht der zwischen den Knochenblättern liegenden, zirkulär ausgedehnten Gefäßnetze, sowie Querschnitte der zwischen ihren Schlingen bleibenden, radiär verlaufenden Verbindungsbrücken benachbarter Blätter. (Nach W. Gebhardt.)

punktierten und gestreiften Lamellen bezw. entsprechende Polarisationserscheinungen geben. Zur Veranschaulichung dieses, wie der weiter noch zu besprechenden Faserungstypen hat Gebhardt sehr anschauliche, entsprechend mit farbigen Streifen, welche die Fibrillenrichtung angeben, bemalte Holzmodelle anfertigen lassen, welche so gedacht sind, „daß von Längsabschnitt zu Längsabschnitt gewissermaßen immer

eine weitere Schicht des Systemes oder auch eine größere Anzahl von Schichten durch Abblätterung entfernt ist, so daß das Auge beim Durchwandern der sich immer mehr verjüngenden Segmente ohne weiteres eine körperliche Vorstellung von der Schichtenfolge gewinnt". Für den eben besprochenen Fall steiler, aber abwechselnd rechts- und linksgewundener Faserrichtung in allen Lamellen ergibt sich ein Modell wie Fig. 301a. Von ähnlicher Einfachheit ihres Baues mit Bezug auf die

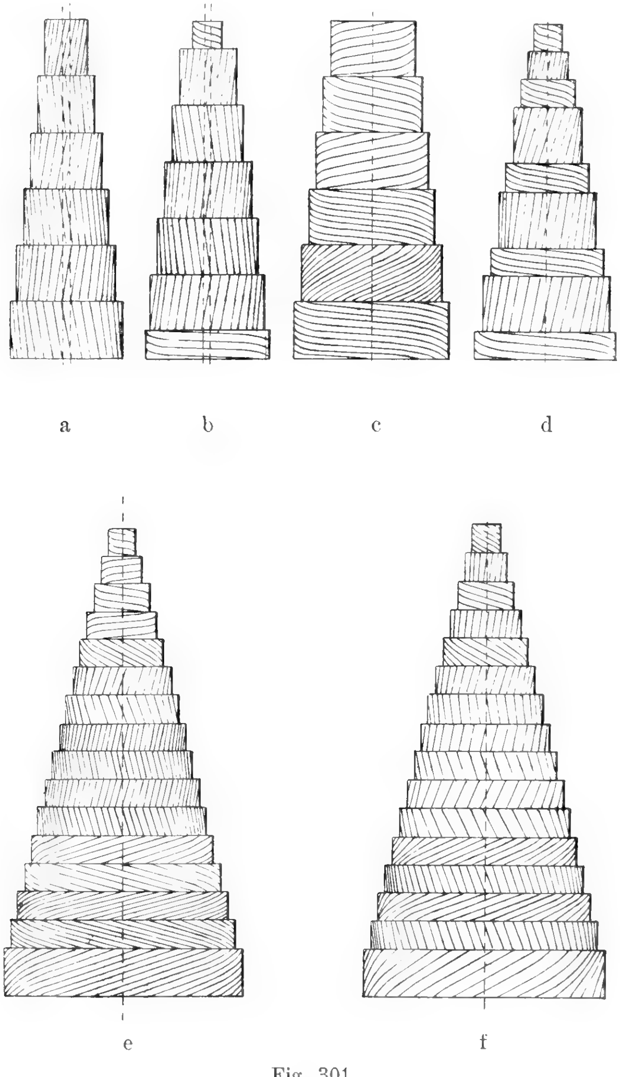


Fig. 301.

Gleichartigkeit der Fasersteigung, wie die eben erwähnten steilgefaserten Systeme sind nun auch solche mit durchwegs schwach ansteigender, mehr zirkulärer Faserung, gewöhnlich mit abwechselnd rechter und linker Steigungsschraube (Fig. 301c). Außer in den Röhrchenwandungen der „Spongiosa tubulosa" kommt dieser Typus noch besonders schön in der Compacta der langen Röhrenknochen der

großen Wiederkäuer vor. Hier bilden sich nach GEBHARDT (Hirsch, Rind, Kamel) wie auch oft bei alten Raubtieren und Pinnipediern, sekundäre weite, langgestreckte Resorptionsräume aus, welche später wieder ganz oder teilweise mit lamellösen Wandanlagerungen ausgefüllt werden, deren Faserung durchaus dem flach-ansteigenden Typus zu entsprechen pflegt. Ein weiterer Typus stellt gewissermaßen eine Kombination der beiden eben besprochenen dar, indem er durch eine regelmäßige Abwechslung von Lamellen mit steiler und solchen mit geringer Steigung der Fibrillen charakterisiert ist (Fig. 301 d). Entgegengesetztes Winden der Faserrichtungsspirale ergibt dabei in aufeinanderfolgenden Lamellen rechtwinklig gekreuzten Faserverlauf. In Uebereinstimmung mit KÖLLIKER faßt GEBHARDT wirklich längs- und querverlaufende Faserung nur als seltenen Grenzfall auf (vergl. das Schema Fig. 301 d). Dieser Typus ist es, der jene besonders charakteristischen Polarisationsbilder HAVERSscher Lamellensysteme liefert, wie sie früher geschildert wurden. Die beistehenden Schemata, welche die betreffenden Erscheinungen nochmals in Erinnerung bringen sollen, bedürfen daher wohl auch kaum mehr besonderer Erklärung (Fig. 302).

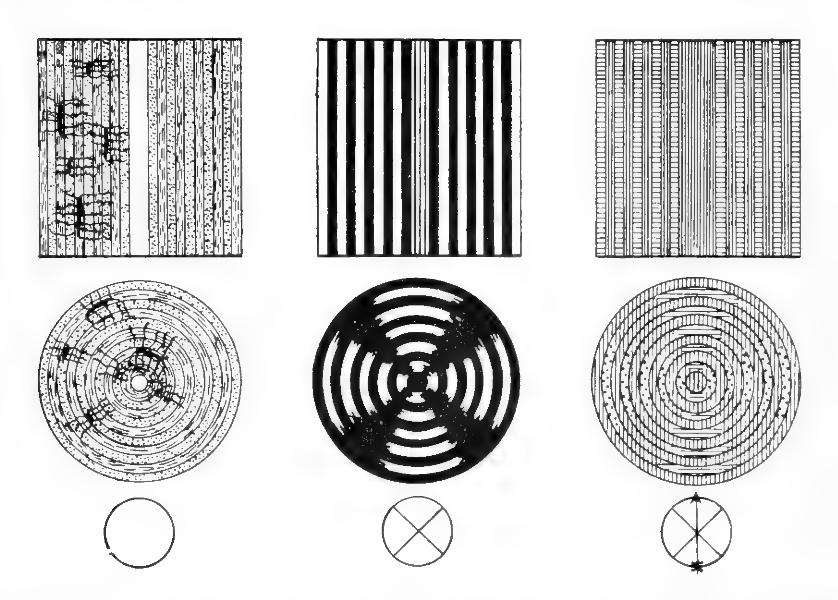


Fig. 302. Schemata der Polarisationserscheinungen in HAVERSschen Lamellensystemen von abwechselnd steiler und schwach geneigter Faserung („gekreuzter" Fasertypus). Längs- und Querschnitte in gewöhnlichem Licht (a), zwischen gekreuzten Nicols (b) und mit Gipsblättchen (c). Helligkeit und Dunkelheit, sowie die Farbenerscheinungen sind in gleicher Weise dargestellt wie in Fig. 287, p. 1106. (Nach W. GEBHARDT.)

Die drei bisher besprochenen Typen: durchweg steiler, durchweg nahezu zirkulärer und abwechselnd steiler und zirkulärer Verlauf der Fibrillenrichtungsspiralen stellen sozusagen die Grundtypen der Schichtenfolge dar und aus ihnen entwickeln sich nun eine Reihe kombinierter Typen dadurch, daß in den Systemquerschnitten (namentlich vielschichtiger Systeme) zonenweise die eine oder die andere dieser drei Schichtenfolgen vorherrscht. Am häufigsten kommen Kombinationen vor mit steilgefaserter und daher im Querschnitt optisch inaktiver (dunkler) Mittelzone, beiderseits begrenzt von nahezu zirkulär oder abwechselnd flach und steil gefaserten Schichten (vgl. Fig. 301 c, e). Solche Lamellensysteme bilden nach GEBHARDT geradezu das Hauptbauelement der Dia-

physencompacta der Extremitätenknochen alter Exemplare von großen Wiederkäuern, Ein- und Vielhufern (vgl. GEBHARDT, l. c. Taf. V, Fig. 17 u. 18). Vielfach findet man in einem und demselben Querschliff die verschiedensten Typen nebeneinander (l. c. Taf. V, Fig. 22).

c) Die allgemeine mechanische Bedeutung des fibrillären Aufbaues der Knochenlamellen, speziell der Haversischen Systeme.

Wie erwähnt, zeigt die Knochensubstanz in der großen Mehrzahl der Fälle einen lamellären, blätterigen Bau, mit der unverkennbaren Tendenz zu konzentrisch geschichteten Bildungen. Dies gilt in gleichem von der Spongiosa wie für die Substantia compacta. In der letzteren bilden sie als Grund-(General-)Lamellen, HAVERSsche und Schaltlamellen die gesamte Masse der fertig entwickelten Knochensubstanz. „Allen 3 Arten des Vorkommens ist die geschichtete Uebereinanderlagerung einer größeren oder geringeren Zahl von Lamellen, blätter- oder röhrenartigen flächenhaft dünnen Ausbreitungen der Knochensubstanz eigentümlich mit Kennzeichnung der Einzellamellenbezirke durch den lamellenweise wechselnden Fibrillenverlauf, der in den Grundlamellen vielfach ein annähernd rechtwinklig gekreuzter in benachbarten Lamellen ist, in solchen langer Röhrenknochen mit häufiger deutlicher Bevorzugung der zur Achse stark geneigten Richtungen. Auch in den engeren röhrenartigen Gebilden herrschen, wie v. KÖLLIKER ausdrücklich hervorhebt, die schief zur Achse geneigten Fibrillenrichtungen entschieden vor und GEBHARDT hat keinen Fall beobachtet, wo die Fibrillen rein quer oder longitudinal verlaufen. Die meisten HAVERSschen Systeme zeigen auf Querschnitten ein schwaches „negatives“ Kreuz, welches zum mindesten geringer tangentialer Fibrillenneigung entspricht, namentlich in den äußeren Bezirken, auch wenn der Querschnitt sonst fast einfachbrechend erscheint. Dabei entsteht ein entsprechender Unterschied zwischen Röhrchen mit engem und solchen mit weitem Lumen. In letzteren sind die Neigungen der Fibrillen gegen die Röhrenachse in der Regel stärkere. In sehr vielschichtigen Systemen kommt dies häufig durch den verschiedenen Grad der Doppelbrechung im Zentrum und in der Peripherie zum Ausdruck. Abweichend verhalten sich die Gebilde, die im Vogelknochen die HAVERSschen Systeme vertreten. In den grobbündeligen Knochen, in denen überhaupt nur undeutliche, konzentrische Anordnung, vom runden Querschnittskontur der betreffenden Hohlsäulen abgesehen, vorhanden ist, finden wohl kaum je erhebliche Abweichungen von der Longitudinalrichtung der Fibrillen statt. Diese Arten der Anordnung der Knochensubstanz, in verschiedenen Kombinationen verwendet, ergeben nun, wie GEBHARDT gezeigt hat, die Einzelelemente für die Architektur der Spongiosa sowohl, wie der Compacta. „Das ‚Knochenröhrchen‘, d. h. der von je einem Knochenblutgefäßchen beherrschte, zu diesem konzentrisch strukturierte Knochenbereich bildet das ontognetische und mechanische Einzelelement (man könnte es das „Osteon“ nennen) aller höher entwickelten Wirbeltierknochen. Aus solchen Knochenröhrchen (Speziallamellensystemen oder HAVERSschen Säulen in der Compacta, Spongiosaröhrchen in der Spongiosa) ist mit Ausnahme der eigentlichen, ihn im ganzen überziehenden ‚Grundlamellen‘ der ganze lamellöse Knochen aufgebaut, eine ganz besondere Bedeutung aber erhalten sie an den Stellen der

normalen Kraftübertragung von außen her oder von einem Skeletteil zum anderen. Hier setzen die mit konzentrisch geschichteter Wandung versehenen Hohlgebilde, indem sich vielfach die Röhrchen unter Querschnittsänderung ihres Lumens, Schlängelung und gegenseitiger Verknäulung in mehr oder weniger kugelförmige Hohlräume verwandeln, oft ausgedehntere Oberflächenbezirke als sogenannte Rundmaschenspongiosa zusammen" (Gebhardt).

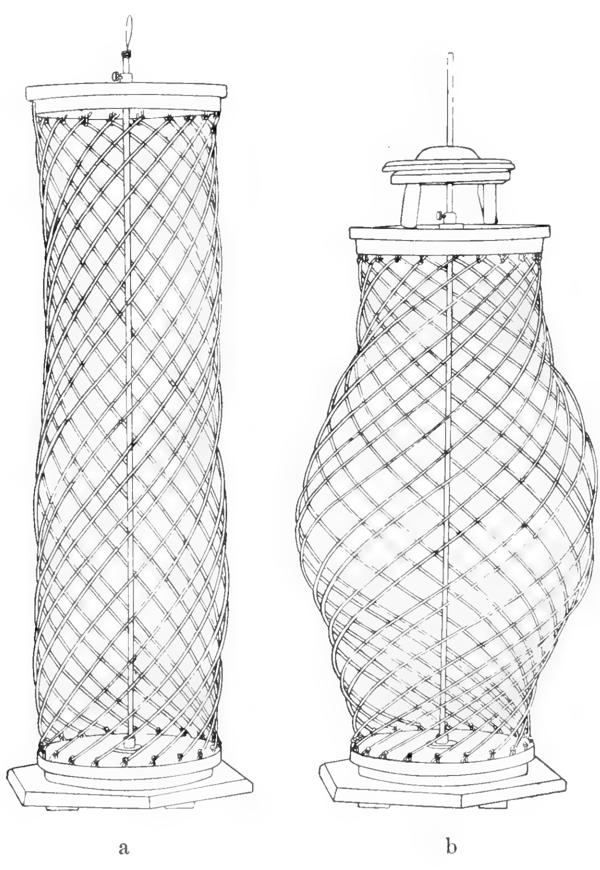
Es erwächst nun die Aufgabe, für die einzelnen Anordnungsweisen ihre besonderen Vorteile für bestimmte Beanspruchungsarten nachzuweisen. Es wird sich empfehlen, den Anfang mit den Haversschen Systemen zu machen, wobei ich hauptsächlich wieder den Erörterungen Gebhardts folge.

Bei aller Mannigfaltigkeit der Faserungsrichtungen in den Haversschen Systemen ist doch soviel als feststehend anzusehen, daß die einzelnen Lamellen sich im allgemeinen als Röhren mit zylindrisch-schraubig gefaserter Wand darstellen, gleichviel, ob die Steigung der Schraubenlinie eine steile oder flache, ob sie eine rechte oder linke ist. Daher gelten für sie auch die spezifischen Eigenschaften sogenannter Torsionsstrukturen ganz allgemein gegenüber gerade gefaserten Körpern. Auf die weite Verbreitung derartiger Strukturen bei pflanzlichen und tierischen Skelettbildungen braucht hier kaum nochmals hingewiesen zu werden, ich erinnere nur an die „Streifung" der Bastzellen, der Sponginfasern vieler Chitingebilde u. a. Ein parallelfaseriger Körper besitzt einem solchen mit schraubig gewundenem Faserverlauf gegenüber die Eigenschaft sehr viel leichterer Spaltbarkeit, auch ist er der Druckabscherung in der Faserrichtung leicht zugänglich. Völlig zirkuläre Faserung und reine Längsfaserung stellen in schraubig gefaserten Körpern die in bezug auf Widerstandsfähigkeit ungünstigsten Grenzwerte des Steigungswinkels der schraubigen Faserung dar, zwischen denen unter allen Umständen ein Optimum liegt. Das Maß der bei der Herstellung eines Seiles angewandten Torsion und die Anzahl der Seillitzen sind technische Hilfsmittel, um die Widerstandsfähigkeit willkürlich in bestimmten Grenzen zu halten und die Torquierung schon torquierter, eventuell abermals aus torquierten Unterabteilungen zusammengesetzter Seillitzen, also die Verwendung von Torsionsstrukturen 2., 3. und höherer Ordnung bietet ein Mittel, um durch immer weiter komplizierte fortwährende Richtungsänderung des Faserverlaufes die Abscherungsfestigkeit des ganzen fast ad libitum zu steigern. (Man denke an die gedrehten kletternden Stämme und Reben der Pflanzen, in denen die Torsion gleichzeitig der Verkürzung und damit der elastischen Anspannung des betreffenden Stützorganes dient.)

Statt der Torsion höherer Ordnung läßt sich auch eine Schichtung verschieden stark ansteigender, schraubig gefaserter, konzentrischer Lagen zur Erhöhung der Festigkeitseigenschaften der Torsionsstrukturen denken. Dieses Mittel ist in der Technik nicht so gebräuchlich, ist aber gerade beim Knochen angewendet.

Gebhardt hat die Deformationen, welche ein schraubig gefaserter Körper unter dem Einfluß von Beanspruchungen, ähnlich denjenigen der Knochenlamellen, erfährt, an Modellen mit zylindrischen Schraubenfedern aus Draht in sehr demonstrativer Weise dargestellt. Fig. 303a zeigt einen solchen doppeltgewundenen Schraubenfederzylinder, oben und unten durch eine Holzscheibe geschlossen und als Führung einen in

der Achse gelegenen Eisenstab, an dem die obere Scheibe verschiebbar angebracht ist, aber durch eine Klemme fixiert werden kann. Löst man diese letztere, so wirkt auf die Federn das Gewicht der oberen Holzscheibe, das durch aufgelegte Gewichte noch vermehrt werden kann. Das Resultat einer solchen Belastung zeigt Fig. 303 b. Man sieht, daß sich der gemeinsam umschriebene Zylinder in einen tonnenförmigen Körper unter besonders starker Querschnittsvergrößerung in mittlerer



a b

Fig. 303.

Höhe verwandelt hat. Der Neigungswinkel der Federn gegen die Modellachse ist vermehrt. Gerade den entgegengesetzten Erfolg hat die Beanspruchung des Modells auf Längszug (Fig. 303 c). Man erkennt sofort die Aehnlichkeit, welche in dem Deformationsverhalten des aus einzelnen zylindrischen Schraubenfedern zusammengesetzten Hohlzylinders mit den Gestaltsveränderungen, welche ein ganz massiver Zylinder unter entsprechender Beanspruchung erleidet, besteht. Auch hier bewirkt Druck eine Vergrößerung des Querdurchmessers und Verkürzung, Zug eine Verdünnung und Verlängerung. Gleichwohl besteht zwischen beiden Fällen ein sehr wesentlicher Unterschied. Denkt man sich die Schraubenfedern durch gerade Drähte oder

durch ein dünnwandiges Rohr von homogener Struktur ersetzt, so tritt bei Druckbeanspruchung die Gefahr der Zerknickung ein. Verhindert man durch mechanische Widerstände (Führungen, Quergurtungen) die seitliche Ausbiegung der spiraligen Drähte des Modells, und damit die Querschnittsänderungen (Fig. 303 d), so ist der Effekt eine erheblich geringere Höhenverminderung, also „Längs-

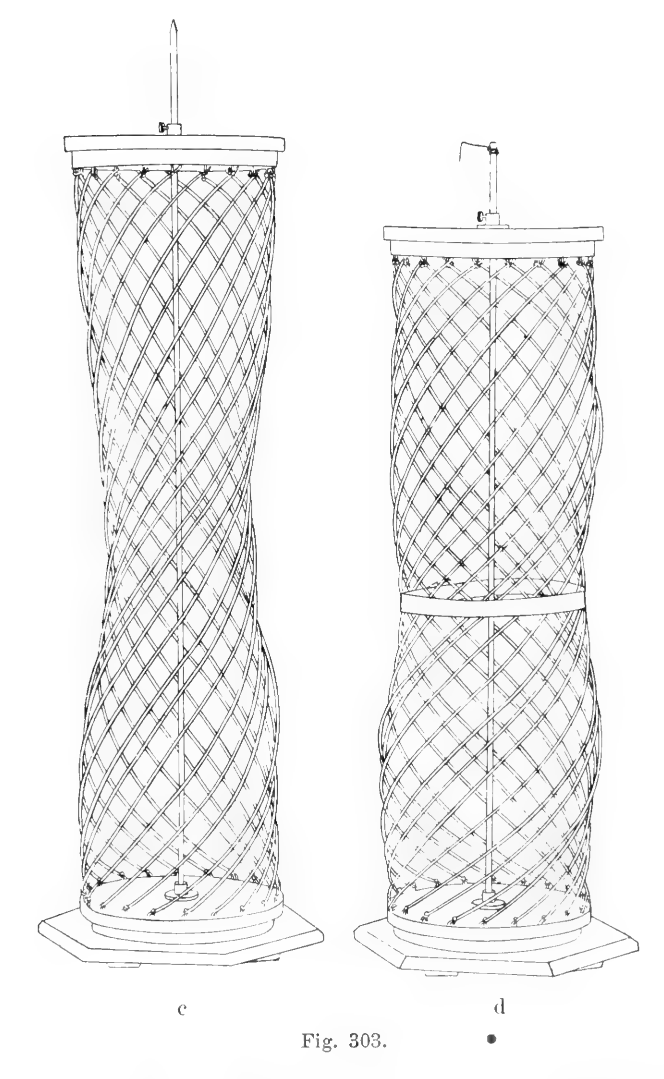


Fig. 303.

druckversteifung“ und gleichzeitige Verdrehung des Modells, die bei Zugbeanspruchung im entgegengesetzten Sinne erfolgt. Es ergibt sich somit als eine höchst wichtige Eigenschaft solcher gewundener Strukturen, „daß bei Behinderung ihrer unter dem Einfluß von Längsdruck und Längszug entstehenden Querschnittsänderungen erhebliche verdrehende Mo-

mente entstehen, bei Druck im Sinne einer Vermehrung, bei Zug im Sinne einer Verminderung der Schraubengänge ihrer Bauelemente, und zwar im gleichen Verhältnis mit dem Grade jener Behinderung". Es läßt sich zeigen, daß auch umgekehrt die Querschnitte der Umhüllungsfläche sich verengen bzw. erweitern, wenn die zylindrischen Schraubenfedern um die Achse des zugehörigen Zylinders im Sinne einer Umgangsvermehrung resp. -verminderung verdreht werden.

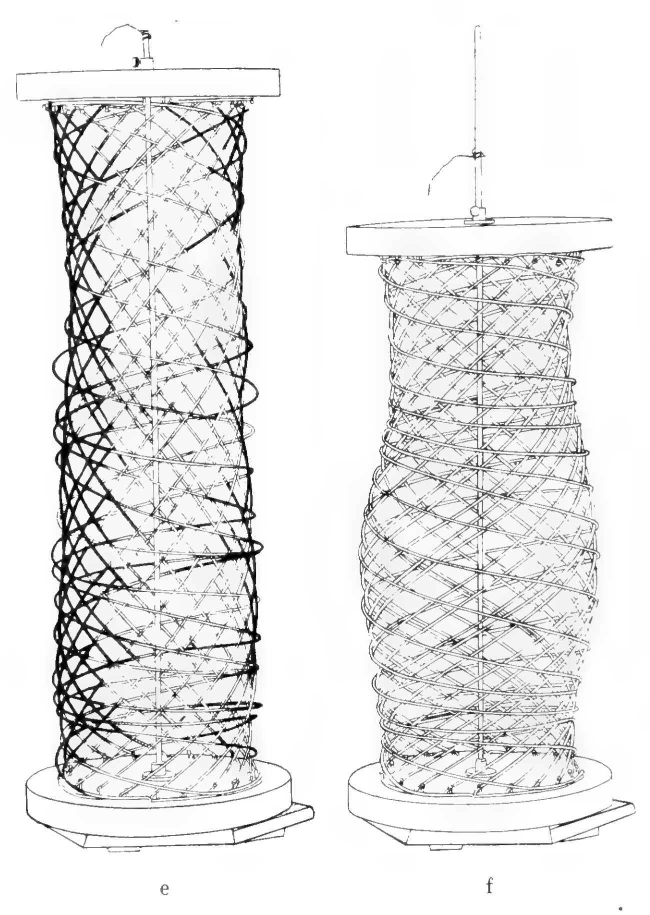


Fig. 303. a Röhrenförmiges System aus zylindrischem Messingdraht in unbelastetem Zustande. b Dasselbe mit etwa $3^1/_2$ kg belasteter Verkürzung, Querdurchmesserzunahme, und zwar letztere am stärksten in mittlerer Höhe. c Dasselbe durch Längszug deformierter Verlängerung, Querdurchmesserzunahme durch ein mittlerer Höhe angebrachtes Ringband. Verkürzung und Torsion im Sinne der Umgangsvermehrung der Schraubenfedern. e Kombination eines äußeren linksgewundenen, flach ansteigenden Systemes mit einem inneren rechtsgewundenen steil steigenden in unbeanspruchtem Zustande. f Dieselbe Kombination nach einer Längsdruckbeanspruchung von etwa 8 kg in charakteristischer Deformation: Verkürzung, Behinderung der Querausdehnung (vergl. Fig. d) des inneren Systemes durch das äußere, das eine solche allein nur wenig zeigt, bei Längenänderungen daher Versteifung durch gegenseitige Flächenpressung und Torsion im Sinne einer Umgangsvermehrung des inneren steilen Systemes. Milderung der Versteifung durch die Torsion. (Nach W. Gebhardt.)

Was nun den Einfluß der Steilheit der Schraubenwindungen und der aus ihnen zusammengesetzten Systeme betrifft, so ist leicht einzusehen, daß eine steil gewundene Schraubenfeder ceteris paribus auf axialen Längsdruck beansprucht, viel steifer sein muß, als eine flach ansteigende, denn erstere wird mehr auf Längsdruck- und Zerknickungsfestigkeit, letztere mehr auf Biegung und Torsion des Drahtes beansprucht. Außerdem erweist sich bei gleicher Windungszahl und bei gleicher Drahtstärke eine steiler gewundene, zylindrische Schraubenfeder auf axialen Längsdruck und Zug steifer als eine flacher gewundene.

Da nun die Haversschen Systeme meist aus verschieden steil gefaserten Lamellen bestehen, so muß auch die Wirkung beider in dieser Kombination mechanisch geprüft werden (Fig. 303 e, f). Nehmen wir an, daß die eine Spirale steil (d. h. mit einer Neigung zwischen 10—40° gegen die Achse des Zylinders) gewunden ist, während die andere, außen gelegene, Winkel von 60—80° gegen die Achse bildet und daß ferner die beiden Windungsrichtungen entgegengesetzt verlaufen, so leistet bei einem axialen Längsdruck die innere (steil gewundene) Spirale den Hauptwiderstand. Es wird, wie Versuche an Modellen zeigen, durch eine solche Kombination eine erhebliche Versteifung erreicht, welche weit über die Summe der Widerstandsfähigkeiten der einzelnen Systeme hinausgeht. „Die durch die Behinderung der Querschnittsausdehnung des inneren Systems seitens der äußeren ausgelösten verdrehenden Momente wirken beim Mitgehen des äußeren Systems querschnittserweiternd auf dieses und mildern so dessen Widerstand. Diese Milderung fällt fort bei alleiniger Verdrehung des inneren Systems, in welchem Falle nur die relativ sehr geringe Querschnittserweiterung des äußeren Systems durch die Längsänderung an sich mildernd auf den Verdrehungsbetrag des inneren Systems wirkt. Bei fester Verbindung beider Systeme mit Bezug auf die Verdrehung spielt jede Behinderung der letzteren die Rolle einer sehr wirksamen Versteifung, wirkt deformationsbehindernd und dadurch in hohem Maße verfestigend auf die ganze Konstruktion“ (Gebhardt).

Es war bisher nur von Längenänderungen der spiralig gewundenen Systeme bei Beanspruchung durch Druck oder Zug die Rede. Von nicht minderem Interesse ist aber auch deren Verhalten gegen primäre Querschnittsänderungen und Verdrehungen. Es läßt sich zeigen, daß bei Verhinderung von axialen Längenänderungen und nicht zu großen Verdrehungsbeträgen die durchschnittliche Querschnittsänderung der einhüllenden Zylinderfläche umgekehrt proportional der Anzahl der Umgänge der zylindrischen Schraubenfeder ist. Zwischen stark und schwach ansteigenden Windungsformen ergeben sich also ganz ähnliche Differenzen der Querschnittsänderungen zugunsten der steiler gewundenen Federn, wie sie schon bei der Längsdruck- und Zugbeanspruchung besprochen wurden.

Auch bei der Verwindung ist die Querschnittsänderung in mittlerer Höhe am stärksten. Dabei gibt bei Verdrehung im Sinne einer Umgangsvermehrung eine Querschnittsverengerung, Verdrehung im Sinne einer Umgangsverminderung eine Querschnittserweiterung, und zwar ergeben sich bei gleicher axialer Länge die stärkeren Querschnittsschwankungen für das steiler gewundene System. Aus diesem

letzteren Verhalten ergibt sich sofort, daß sich die Torsionsbeanspruchung eines röhrenförmigen Körpers, dessen Wandungen aus mehreren, in abwechselnder Richtung schraubig gefaserten Lamellen besteht, in Flächendrücke der Lamellen gegeneinander umsetzt (falls gegenseitige Längsverschiebungen verhindert sind) und zwar auch dann, wenn die Steigungswinkel in beiden Richtungen gleich sind; dabei kann gerade im letzten Falle vollkommenste, ungehinderte Druck- und Zugelastizität in der Längsrichtung des Systems bestehen, also bei völliger Versteifung gegen Verdrehung (Gebhardt).

Wie eine Längenänderung Verdrehung oder Querschnittsänderungen, eine Verdrehung einer zylindrischen Schraubenfeder Längenänderungen oder Querschnittsänderungen bedingen, so entstehen durch primäre Querschnittsänderungen Verdrehungen oder Längenänderungen. Systeme aus steilen Federn erleiden dabei Verkürzungen beim Auseinandertreiben, Verlängerungen beim radiären Zusammenschnüren; einseitige Insulte wirken auf die von ihnen getroffenen Federn analog. Erst bei Behinderung der Längenausdehnung oder Zusammenziehung, tritt bei Beanspruchung auf Querschnittsverengerung oder Erweiterung Verdrehung im Sinne der Umgangsvermehrung (bei Quereinschnürung) bzw. Umgangsverminderung (bei Querschnittserweiterung) auf. Flach gewundene Systeme setzen der Verengerung oder Erweiterung gleichzeitig aller Windungen an sich größeren Widerstand entgegen und reagieren auf sie, wenn ungehindert, wesentlich im Sinne einer axialen Verwindung. Auch bei primären Querschnittsänderungen ergibt sich also eine Diskordanz steil- und flachgewundener Systeme: die ersteren streben primär nach Längenänderungen, die letzteren reagieren primär durch axiale Verdrehung. Das Maximum des Widerstandes gegen Querschnittsänderungen bieten vollkommen zirkulär gewundene Systeme (Steigungswinkel 0°), dagegen zeigen dieselben sehr geringen Widerstand gegen Biegung (im Sinne einer Biegung der gemeinsamen Achse der Feder). Steil ansteigende Federn sind um so biegungssteifer, je spitzer der Steigungswinkel ist, weil damit zunehmend das Material auf Biegung, abnehmend dagegen auf Torsion beansprucht wird.

„Gegen primäre Querschnittsänderungen (Querdruck oder Zug), wie auch gegen Biegung, stellt sich in bezug auf Widerstandsfähigkeit eine Kombination abwechselnd rechts- und linksgewundener Spiralen nicht wesentlich günstiger, als die einheitliche günstige Faserrichtung, vielmehr liegt hier an sich das Optimum an Steifigkeit für direkten Querdruck, allseitig oder einseitig auf Widerlager, sowie für allseitigen Querzug in durchgehends zirkulärer, für Biegung in durchgehender Längsfaserung, eine Tatsache, welche gegenüber den Ergebnissen für Längsdruck und Zug, wie für Torsion sehr bemerkenswert ist (Gebhardt).

Inwieweit alle diese Betrachtungen über das mechanische Verhalten spiralig gewundener Drahtmodelle ohne Zwischensubstanz auf die mikroskopisch kleinen, durch eine verkalkte Füllmasse verbundenen Haversschen Fibrillensysteme Anwendung finden können, hat Gebhardt (l. c.) ausführlich erörtert. Es darf nicht unbemerkt bleiben, daß Triepel (l. c.) den Ausführungen Gebhardts gegenüber, denen ich mich durchaus anschließe, einen sehr ablehnenden Standpunkt eingenommen hat. Er leugnet nicht nur, daß die Havers-

schen Lamellensysteme mit ihren Längsrichtungen dem Lauf von Trajektorien folgen, sondern glaubt auch nicht, „daß man mit relativ starren, von Luft umgebenen Drähten die zarten, in verkalkter Grundsubstanz liegenden Fibrillen vergleichen kann und ebensowenig die Grundsubstanz, selbst wenn sie auch infolge der Fibrilleneinlagerung ein schraubiges Gefüge erhalten hat.“ Gebhardt hat meiner Ansicht nach alle derartigen Einwände schon in seiner Arbeit vom Jahre 1905 (p. 277 ff.) entscheidend zurückgewiesen.

Versuchen wir nun die gewonnenen Kenntnisse für die Deutung der Knochenstruktur von funktionellen Gesichtspunkten aus zu verwerten, und gehen wir zunächst von den echten, d. h. mit deutlicher Lamellensonderung ausgestatteten Haversschen Systemen aus, so müssen wir zwei Hauptgruppen unterscheiden, solche mit annähernd gleichwinklig in aufeinanderfolgenden Lamellen von rechts und links abwechselnd gegen die Achse geneigtem Faserverlauf, und dann solche mit abwechselnder Aufeinanderfolge steil und fast zirkulär gefaserter Lamellen. Es zeigt sich dann sofort, daß die ersteren eine sehr vollkommene Versteifung gegen Verwindung um ihre Längsachse besitzen. Denn es wird stets ein System im Sinne der Umgangsvermehrung, das darauffolgende im Sinne einer Umgangsverminderung beansprucht; beim ersten besteht also das Bestreben nach Erweiterung, beim zweiten das nach Verengerung, wodurch die Elemente stets fest aufeinandergepreßt werden. Zugleich entstehen sekundäre Längsspannungen, indem sich die Systeme mit behinderter Querschnittsausdehnung zu verlängern, die mit behinderter Querschnittsverengerung zu verkürzen streben. Gegenüber Längsdruck- und Zugbeanspruchung bieten solche Systeme dagegen keine gegenseitige paarweise Versteifung der Lamellen und daher auch keine sekundären Torsionsmomente. Dagegen fallen hier die Unterschiede steiler und weniger steiler, bis fast zirkulärer Fasersteigung als maßgebender Faktor ins Gewicht. Erinnern wir uns an die große Querschnittsveränderung, welche steilsteigende Systeme schon bei geringer Längenänderung erleiden, so werden wir die steil gefaserten Lamellensysteme teils durch den zarten Zusammenschluß ihrer Elemente in Längsrichtung, teils durch ihren dichten Einbau in die als Quergurtung wirkende Umgebung als sehr steif gegenüber Längenänderungen auffassen müssen. Elastischer erscheinen unter diesen Umständen Lamellensysteme mit mehr zirkulärer Faserung, da bei ihnen einer relativ bedeutenden Längenänderung nur eine geringe Querschnittsänderung entspricht.

Was nun den zweiten Haupttypus, die Systeme mit abwechselnd sehr steil und fast zirkulär gefaserten Lamellen, betrifft, so ist bei diesen die Versteifung gegen Längenänderung besonders ausgesprochen. Sie wird bei den an Knochen besonders häufigen, abwechselnd rechts- und linksgewundenen Systemen dadurch bewirkt, daß die ihre Rohrweite bei einem gewissen Verkürzungsbetrage des Systems stärker ändernden, steiler gefaserten Lamellen bei Längsdruck stets an die benachbarte äußere, mehr zirkulär gefaserte, bei Längszug an die nächst innere angepreßt werden. Auch gegen Torsion sind solche Systeme gut versteift.

Gebhardt weist darauf hin, daß das häufige Vorkommen selbst sehr viellamelliger Systeme dieses Typs ohne Kombination an Orten

vielseitiger mechanischer Beanspruchung vielleicht damit in Zusammenhang steht, daß sie gegen alle häufigen Beanspruchungsarten sehr ausreichend versteift sind. Häufig sind im übrigen auch Kombinationen dieses Typs als Zentral- und Peripheriezone zu beiden Seiten einer mittleren Zone steilen Faserverlaufes.

Die größten Anhäufungen von untereinander parallel verlaufenden Haversschen Systemen finden wir bekanntlich in mittleren Abschnitten der Diaphysencompacta der langen Extremitätenknochen entfernt von den Ansätzen der großen Sehnen. Die regelmäßige Struktur fällt hier auch mit einer relativen Regelmäßigkeit der mechanischen Beanspruchung zusammen: es handelt sich um ziemlich ausgebreitete und konstant gerichtete statische Belastungen, auf die Kanälchen bezogen, meistens um axiale Längsbeanspruchung. Gebhardt hat eine große Anzahl von Schliffen solcher Knochenstellen bei verschiedenen Tieren untersucht und abgebildet (l. c. Abt. 2, Taf. VI—VIII, Fig. 24 bis 47), bei deren Betrachtung sofort zwei durch ihre Gegensätzlichkeit auffallende Typen erkennbar sind, die sich nach Querschnittsgestalt und Anordnung der Haversschen Systeme charakteristisch unterscheiden. „Der eine (Mensch, Hund, Leopard, Walroß, Seelöwe, Bartenwal, Edentaten) zeichnet sich durch sehr wechselnde Querschnittsformen und Größen der Haversschen Systeme, durch überall sichtbare sekundäre Resorptions- und Appositionsspuren, durch mehr oder weniger zahlreiche, aber unbedeutende und vielgestaltige sogenannte Schaltlamellenbezirke aus, welche letztere nicht als Reste von Generallamellen aus früheren Entwicklungszuständen des Knochens fungieren, sondern größtenteils Ueberreste jüngerer, den Haversschen Systemen angehöriger Bildungen darstellen, die zum wer weiß wievielten Male umgebauten Knochenbezirken angehören. Im ganzen herrscht auf dem Querschnitt der Diaphysencompacta in solchen Fällen diejenige Formation vor, die v. Ebner bei Beschreibung der für diese Form typischen Tibiacompacta erwachsener Menschen als ‚Knochenbreccie‘ bezeichnet hat“ (Gebhardt). (Vergl. Fig. 282, p. 1097.)

Der andere Typus wird repräsentiert durch die großen Huftiere (Rind, Pferd, Kamel). Er zeichnet sich aus durch schön abgerundete Konturen seiner Haversschen Säulen, die gleichzeitig an den meisten Stellen des Knochenquerschnittes eine Anordnung ihrer eigenen Querschnitte in radialen und tangentialen Reihen oder gleichzeitig in radialen oder tangentialen, mit bezug auf die Achse des ganzen Knochens zeigen. Zwischen den nicht durch sekundäre Resorptionen zerstörten, ziemlich kreisrunden Querschnitten der Haversschen Systeme bleiben zwickelförmige Räume übrig, welche die vorhergehenden Entwicklungsstadien des Knochens in Gestalt sehr reichlicher Schaltlamellen von in toto konzentrischer Anordnung um die Achse des ganzen Knochens unverändert aufweisen (Gebhardt).

Interessant ist auch der Vergleich der Polarisationsbilder dieser beiden Gruppen. Die zweite regelmäßigere zeigt über weite Gebiete den Typus, den Gebhardt (l. c.) auf Taf. V, Fig. 17 und 18 seiner Abhandlung photographisch reproduziert hat. Das eine Präparat stammt vom Rind, das andere vom Rhinozeros. Fast alle Systeme erscheinen nach dem Typus der Fig. 301 b, e p. 1148 gebaut: steilere Faserung der Mittelzone, mehr zirkuläre des Zentrums und der Peripherie. Gegenüber dieser Regelmäßigkeit liefert die andere Gruppe

überaus bunte Bilder. Hier sind nicht nur fast sämtliche im Vorhergehenden beschriebenen Typen von HAVERSschen Lamellensystemen vorhanden, sondern infolge der fortwährenden hastigen Umbauvorgänge sind die Resorptionsräume, in denen sie sich als geschichtete Wandbelege ausbildeten, oft sehr unregelmäßig gewesen und so erscheint ihr Querschnitt sehr vielgestaltig, die Polarisationsbilder eigentümlich verzerrt.

An dem Zustandekommen der geschilderten 2 Typen der Compactastruktur der Röhrenknochen von Säugetieren sind zwei Faktoren wesentlich beteiligt, nämlich einerseits die „vererbten“ Eigentümlichkeiten des Knochenbaues und Umbaues, und dann die Funktion. Was das erstere betrifft, so hat z. B. die ganze Wiederkäuergruppe die Eigentümlichkeit, ihre Knochen mit relativ großem Materialaufwand zu bauen und dafür auf sehr empfindliche Anpassungmechanismen in ihnen Verzicht zu leisten (vgl. GEBHARDT, 41), so geht ihnen insbesondere die Raschheit der Resorptionsprozesse ab, welche in der Pathologie des menschlichen Skelettes so schnell zu Anpassungen an veränderte mechanische Verhältnisse führen. Auf der Grundlage der vererbten Anlagen arbeitet dann die Funktion mit quantitativ sehr verschiedenem morphologischen Erfolg. Je anpassungsfähiger das materielle Substrat ist und je größer die wirksamen mechanischen Momente sind, desto deutlicher tritt der Erfolg hervor. So dürften wohl die außerordentlich großen und schön entwickelten HAVERSschen Systeme der ganz großen Vielhufer, auf die durch das gewaltige Gewicht der betreffenden Tiere bedingten außergewöhnlich starken und nicht eben vielseitigen Beanspruchungen zu beziehen sein. Zweifellos wird die funktionelle Anpassung zu um so regelmäßigeren Bildungen führen, je konstanter und einförmiger die Verrichtungen eines Organs sind und je stetiger die Umbauvorgänge sind. Darauf dürften zum großen Teil die Verschiedenheiten im feineren Bau der Extremitätenknochen bei Primaten, Carnivoren, grabenden Nagern, Insektivoren und Edentaten einerseits und andererseits allen Tieren in Betracht kommen, welche ihre Extremitäten fast ausschließlich zur Fortbewegung verwenden; ersterenfalls wird man im Querschnittsbilde um so eher die v. EBNERsche „Knochenbreccie“ erwarten dürfen, je rascher die Richtung der Beanspruchungen wechselt und je weniger demgemäß der Knochen „zur Ruhe kommt“, dabei sind aber, wohl bemerkt, die unregelmäßigen Systeme funktionell ganz richtig gelagert. Ein Beispiel dafür, wie eine Struktur aus HAVERSschen Systemen aussieht, bei der funktionelle Reize nur einen minimalen ausrichtenden Einfluß gehabt haben können, in der vielmehr lediglich eine Sprossung nach „vererbtem“ Bauplau vorliegt, bietet die kompakte Rindenschicht des eben gefegten Hirschgeweihes (GEBHARDT, l. c. Taf. VIII, Fig. 42) mit ihren in allen Richtungen verschlungenen und anastomosierenden Kanälchen (GEBHARDT).

Besonders interessant erscheinen die mechanischen Verhältnisse derjenigen Tiere, welche sich von der stützenden festen Unterlage mehr oder weniger emanzipiert haben, den Fliegern und Schwimmern. Wie GEBHARDT gezeigt hat, sind die mechanischen Beanspruchungen der Knochen bei den Fliegern viel höhere als bei den Schwimmern. „Der Flieger muß sein ganzes Gewicht in Luft ebensogut durch Muskelanstrengung tragen, wie das auf der Erde sich fortbewegende Landtier. Der (untergetauchte) Schwimmer fühlt von

seines Leibeslast so gut wie gar nichts, da sie ungefähr dasselbe Gewicht wie das umgebende Wasser hat . . . Dagegen spielt für den Schwimmer wieder der Bewegungswiderstand des dichteren Wassers eine große Rolle, während er bei der dünneren Luft erst bei viel höheren Geschwindigkeiten ins Gewicht fällt. Gemeinsam ist aber beiden Fortbewegungsarten die Qualität der Beanspruchung für die Flug-, wie für die Schwimmwerkzeuge, es liegt nämlich wesentlich eine Biegungsbeanspruchung neben erheblichen verwindenden Momenten besonders für den proximalen Extremitätenabschnitt vor, gegenüber der sehr wesentlichen Strebefestigkeitsbeanspruchung der Extremitätenknochen der reinen Landtiere." (Gebhardt).

Das Verhalten der Haversschen Systeme hat sich diesen Beanspruchungen durchaus angepaßt. Wir finden, wie oben erwähnt, bei Vögeln annähernd parallel, und zwar longitudinal gefaserte, nicht lamelläre, bei Fledermäusen schmale, sehr steil gefaserte Systeme, in den Diaphysen der Armknochen, nach innen und außen verbunden durch starke Generallamellen (vgl. Gebhardt, l. c. Taf. VI, Fig. 26). Alles zusammen gewährt schon bei geringer Ausdehnung des Diaphysenquerschnittes genügend widerstandsfähiges Material für einen steifelastischen, im Verhältnis zu seiner Dicke sehr langen Hebelarm. In den Phalangen des Flugfuchses (*Pteropus*) beschränken sich die Haversschen Systeme auf die Zug- und Druckseite der ganzen Röhre, mit Beziehung auf die Hauptbiegungsrichtungen (Gebhardt, 41, I. Taf. XVII, Fig. 31). Die Phalangen kleiner Chiropteren bestehen, wie schon v. Ebner (l. c.) gezeigt hat, lediglich aus Generallamellen, im ganzen mit dem Schema eines einzelnen, in der Mittelzone steil gefaserten, außen und innen mit zirkulärer Faserung versehenen Haversschen Systemes übereinstimmend.

Die Schwimmer bauen nun wesentlich anders. Bei den Sirenen wird die bei den verwandten Huftieren bereits deutliche Umbauträgheit mit dem Wegfall der Beanspruchung durch das Körpergewicht, und im Einklang mit biologischen Besonderheiten ihres Wasserlebens aufs höchste gesteigert und führt, wie oben schon erwähnt, zu fast massiven Knochen, deren Massigkeit nur an Stellen besonders intensiver Funktion einem geregelteren Bau weicht. Hier hat eben, wie Gebhardt bemerkt, das Knochengewicht an sich wichtige hydrostatische Funktionen übernommen und die ihnen entsprechende Materialverschwendung macht einen feineren trajektoriellen Ausbau unnötig.

Aus allen vorstehenden Erörterungen geht überzeugend hervor, daß die so weitverbreitete Anordnung der Knochengrundsubstanz in Lamellen, welche in bestimmter Richtung gefasert sind, deren Widerstandsfähigkeit außerordentlich steigert, indem ja jede senkrecht zur Oberfläche auf einen Knochen wirkende Kraft die Lamellen in der Richtung größter Elastizität, d. h. quer zur Faserrichtung trifft, während jede tangential gerichtete Kraft wenigstens einen Teil der Lamellen in der Richtung größter Festigkeit, d. h. in der Richtung der Faserung trifft. Es besteht so bei keiner denkbaren Richtung selbst ganz lokalisierter Insulte eine Erleichterung der Spaltbarkeit, weil immer genügend quer und schräg zum Insulte verlaufende Fasern vorhanden sind. Gleichzeitig besteht allseitig gleiche oder mit Bevorzugung bestimmter Richtungen ausgebildete Zug- und Druckfestig-

keit in tangentialer Richtung, d. h. parallel der Lamellenfläche und hohe elastische Deformierbarkeit senkrecht zu dieser. Alles dies gilt ebensowohl für die Grundlamellen, wie für die geschichteten HAVERSschen Systeme und die verschiedenen Formen der Spongiosaelemente. Als Beispiel für die letzteren können die kugeligen, konzentrisch geschichteten Hohlgebilde in der Nähe vieler Gelenkflächen dienen, welche ROUX als „Pilae osseae“ bezeichnet hat (Fig. 298 p. 1142). Stellen wir uns vor, daß eine radial gegen die Oberfläche gerichtete Kraft einwirkt, so wird dieselbe zu einer elliptischen Deformation des kreisförmig angenommenen Durchschnittes führen, die Kugel wird ein abgeflachtes Rotationsellipsoïd, dessen kleine Rotationsachse der in der Druckrichtung verkürzte Durchmesser des Meridionalschnittes ist (umgekehrt bei Beanspruchung durch Zug). Sind nun derartige elastische Hohlkugeln, wie tatsächlich in den Gelenkenden der Knochen, dicht neben- und übereinander zu einem zusammenhängenden Spongiosabau verbunden, so setzt sich jeder, auch nur eine einzige Pila treffende, Insult allseitig auf den Gesamtkomplex fort, während zugleich eine rasche Dämpfung desselben stattfindet, weil jedes deformierte Element zur Deformation eine gewisse Arbeit verbraucht (GEBHARDT).

Die rundmaschige Spongiosa der Gelenkenden hat daher einen ganz hervorragenden Wert für die Widerstandsfähigkeit des betreffenden Skeletteiles und findet sich demgemäß in besonders mächtiger Entfaltung an stark belasteten und besonders Stößen ausgesetzten Gelenkteilen. „Gleiche Wandstärke vorausgesetzt, sind Hohlkörper von geringerem Volumen unelastischer, als solche von größerem. Infolgedessen hat in der Rundmaschenspongiosa das Kleinerwerden der Maschen nach der Peripherie zu neben der Erzielung einer gegen heftige lokale Insulte resistenteren Oberfläche auch noch den Effekt, daß so eine bessere Verteilung der Kraft durch die ganze Masse des betreffenden Skeletteiles erreicht wird, als wenn nur eine oberflächliche Lage sehr elastischer Elemente vorhanden wäre.

Ebenso wie die Pilae osseae wirken auch Hohlkanälchen, die parallel zueinander zu Spongiosa oder Compacta vereinigt, von annähernd in Querschnittebenen verlaufenden Kräften beansprucht werden. Hier ist ein Unterschied zu machen zwischen den dünnwandigen weiten Röhrchen der Spongiosa tubulosa und den sehr dickwandigen englumigen HAVERSschen Kanälchen. Die ersteren leisten einen erheblich großen Widerstand gegen Biegung und Knickung und sind sowohl im Querschnitt wie in der Längsrichtung elastischer, was wieder mit der zur Längsachse schrägeren Faserrichtung zusammenhängt. Sie finden daher namentlich in vorspringenden Knochenteilen, an denen ein starker Querzug angreift (Calcaneus), Verwendung als widerstandleistende Spongiosa. Ihre Elastizität bei Längsdruck spielt z. B. in den Wirbelkörpern, in der oberen Epiphyse der Tibia und in den Stirnbeinknochenzapfen vieler Hörner tragender Tiere zweckentsprechende Verwendung.

Die gegen Quer- und Längsdruck sehr steifen, engeren, dickwandigen HAVERSschen Röhrchen, welche bei Biegung und Beanspruchung auf Zerknickung einzeln für sich nicht sehr widerstandsfähig sind, dienen bei ihrer massenhaften Häufung dazu, dem Knochen an gewissen Stellen möglichste Widerstandsfähigkeit entweder für bestimmt gerichtete oder auch allseitige Beanspruchung zu geben. Ersterenfalls liegen sie ziemlich parallel nebeneinander, anderenfalls

treten sie allseitig verfilzt auf. Das letztere sieht man z. B. an Stoßaufnahmeflächen, während in der Diaphysencompacta der langen Röhrenknochen, wo es auf große Steifigkeit und Strebfestigkeit ankommt, die Röhrchen sich parallel aneinanderlegen, zugleich sind dann alle Zwischenräume durch Schaltlamellen ausgefüllt und ist den Röhrchen so eine „Führung" gegeben, welche Querausbiegungen verhindert.

Pathologische Untersuchungen haben in der Tat gezeigt, daß die Schädigung der Knochentragfähigkeit wesentlich auf Schädigungen der Haversschen Säulen der Röhrenknochencompacta beruht und im normalen Röhrenknochen sehen wir nicht nur longitudinal verlaufende derartige Lamellensäulen an Stellen besonders hoher Leistungsfähigkeit deutlich bevorzugt (vgl. Israel, 54), sondern auch einen bei den Haustieren oft auf einmal auftretenden massenhaften Umbau der jugendlichen Knochenstruktur zugunsten solcher longitudinaler Einzeltragsäulen im Augenblick der knöchernen Vereinigung der Knochenenden mit dem Schaft (vermehrte Beanspruchung des Schaftes auf Strebefestigkeit; Gebhardt).

Sowohl in gewissen Formen der (Bälkchen-)Spongiosa bei Wirbeltierknochen, wie insbesondere auch in den Skelettbildungen mancher Spongien (Hexactinelliden) finden sich außerordentlich regelmäßig gebaute Gitterwerke von Bälkchen, deren mechanische Bedeutung nicht schwer zu deuten ist. „Denken wir uns mit M. Gebhardt ein solches Gitterwerk von einer der Begrenzungsflächen her einer Druckkraft ausgesetzt, so werden die in der Druckrichtung liegenden Bälkchenzüge und einzelne Bälkchen eine Beanspruchung auf Strebefestigkeit erfahren, welche bei der Länge der Züge im Verhältnis zum Querschnitt der Bälkchen unter allen Umständen auch ein auf seitliche Ausbiegung abzielendes Moment enthält. Es benötigt daher unter allen Umständen das ganze System untereinander und der Druckrichtung parallelen Züge für diese letzteren einer ‚Führung', d. h. einer Einrichtung, welche seitliche Ausbiegungen der strebfesten Elemente, sei es nach innen oder nach außen, wirksam verhindert. Eine solche Einrichtung stellen in unserem Falle die in Intervallen angeordneten, als Querverstrebungen funktionierenden Bälkchen mit zur Druckrichtung senkrechten Verlauf dar, welche durch das Anstreben seitlicher Ausbiegung der in der Druckrichtung liegenden Züge teils gezogen teils längsgedrückt, zum Teil auch gebogen werden, je nach ihrer Lage zur Ausbiegungsebene der primär beanspruchten Züge. Für diese Funktion ist ihre Anordnung in Querebenen wichtig, weil sie vollkommene Fixation ihres gemeinsamen Knotenpunktes erzielt. Wechselt dagegen die Druckrichtung, was in gekreuzten Bälkchensystemen häufig der Fall ist, derart, daß abwechselnd auch sie selbst in dieselbe zu liegen kommen, dann erweist sich eine Anordnung in kontinuierliche Züge auch für sie als wichtig. So wie derart geformte Kiesel- oder Kalkgerüste für die zarten Weichkörper der Spongien ohne allen Zweifel die Bedeutung als Stützgerüste besitzen, so sind die so ähnlichen Knochengerüste der Bälkchenspongiosa, wie Gebhardt bemerkt, wohl auch hauptsächlich als Stützgerüste der weichen Marksubstanz aufzufassen, während sie die Widerstandsfähigkeit des ganzen Knochens kaum erheblich beeinflussen dürften. In beiden Fällen handelt es sich um eine Bindung einer mechanisch sehr wenig widerstandsfähigen größeren Masse durch massenhaften und regelmäßigen Durchzug mit widerstandsfähigen

Elementen, die sich zu einem System fest verknüpfen. Indem dieses System schon die in den Einzelmaschen enthaltenen kleinen Teilchen einzeln an gefahrdrohenden Deformationen und Ortsveränderungen verhindert, kommt es nicht zu einer starken, sicher verderblichen Deformation mit inneren großen Massentransporten in der Gesamtmasse des weichen Körpers.“ (GEBHARDT.)

Fassen wir das über die feinere Struktur der einzelnen Spongiosatypen Gesagte zusammen, so wäre besonderes Gewicht darauf zu legen, daß in der Spongiosa tubulosa die einzelnen Röhrchen wie die HAVERSschen Kanälchen eine lamellös geschichtete Wand besitzen. Ein Unterschied besteht nur in der durchschnittlich stärkeren Neigung der Fibrillenzüge in den einzelnen Lamellen gegen die Röhrenachse. Die Spongiosa tubulosa findet nach den Gelenkenden hin zumeist ihren Abschluß durch Spongiosa pilosa. Diese wird immer durch gegenseitige Verschlingung und Verflechtung der vielfach und stark gebogenen Röhrchen erzeugt, welche letztere stellenweise mit blasigen Erweiterungen ihres sonst hier sehr engen, überall aber konzentrisch lamellös umwandeten Lumens versehen sind. Die gleichfalls lamellös umwandeten rundlichen Hohlräume liegen dabei dicht aneinander, die zugehörigen Röhrchen winden sich unter engen Krümmungen zwischen zwischen ihnen durch. Dieser Art des Konstruktionsabschlusses an den Gelenkenden der Knochen verdanken viele Druck- und Stoßaufnahmestellen ihre hohe Widerstandsfähigkeit, weil die elastisch deformierbaren Hohlraumwandungen gleichzeitig dämpfend und verteilend gegenüber heftigen Insulten wirken.

Es muß ausdrücklich betont werden, daß die von CULMANN begründete Lehre von der funktionellen Bedeutung und Entstehung der Knochenarchitekturen nicht ohne Widerspruch geblieben ist und zwar auch von seiten der Techniker. So hat MOHR (81) die nicht homogene Beschaffenheit des Knochens als Argument gegen die Entstehung von Spannungsverläufen wie in homogenen Versuchskörpern geltend gemacht, indem unorganische Versuchskörper eine Deformation durch Gleitung größerer Massenteile entlang den sogenannten „Fließlinien“ erleiden, während die Knochenarchitektur im Gegenteil mit wenigen Ausnahmen durchaus durch die Verlaufsrichtungen von Normalmaximalspannungstrajektorien, also der Zug- und Drucklinien bestimmt erscheint. Darin ist ein ganz fundamentaler Unterschied in der Reaktion des lebenden Knochens einerseits, in der Deformation toter Versuchskörper andererseits bezüglich des Effektes mechanischer Anstrengungen gegeben. Nur grobmechanischen direkten Einwirkungen gegenüber verhält sich der Knochen wie ein toter Körper und zeigt auch quantitativ genau die gleichen Deformationen, der Bruch z. B. erfolgt genau so wie bei jenen durch Gleitung des Materials in gröberen Teilen in den Richtungen der Fließlinien. Bei Zug- und Druckbeanspruchung homogener anorganischer Körper findet ein Materialtransport von der Oberfläche bzw. den Druckflächen her nach dem Innern zu statt. Auftretende Fließstreifen kreuzen sich rechtwinklig, indem sie beiderseits um 45° gegen die Stabachse geneigt verlaufen. Bei Torsionsbeanspruchung treten nach HARTMANN (46) als Fließlinien zunächst etwa parallel und senkrecht zur Stabachse gerichtete Streifen auf, nachträglich bei sehr starker Verdrehung, dann noch in ca. 45° zu diesen geneigte. Die Fließlinien eines Hohlzylinders bilden auf den Querschnitten zwei einander durch-

kreuzende Systeme logarithmischer Spiralen, auf der Mantelfläche zwei sich kreuzende Systeme den Zylinder umkreisender, mehr oder weniger steiler Schraubenlinien. Alles dies gilt nun, wie Gebhardt gezeigt hat, auch für gewisse ziemlich grobe Schrägleisten an der inneren Oberfläche besonders beschaffener und besonders beanspruchter Röhrenknochendiaphysen (Strauß, Känguruh, Femur vom Rind, Maulwurf, Fig. 299) und es liegt daher hier der bemerkenswerte Fall einer Architektur vor (Gleitflächenarchitektur), welche in einer ganz anderen Weise zustande gekommen ist, wie die gewöhnliche Normalspannungsarchitektur.

Wie die Fig. 299 b, c zeigen, stehen die Schrägleisten zur Längsachse des Knochens etwa unter 45° von beiden Seiten geneigt, sich gruppenweise symmetrisch zur Knochenlänge unter meist rechten Winkeln durchkreuzend. „Die logarithmischen Spiralen des Querschnittes sind durch die innere Frontkontur der Balken gegeben, wenn man in der Richtung der Knochenachse durch die Diaphysenhöhlung hinunterblickt.“ Nach den Hartmannschen Versuchen treten bei der Torsion zwei verschiedene Systeme von Fließlinien auf, von denen das eine annähernd parallel und senkrecht zur Drehungsachse das andere diagonal zu dem ersten System angeordnet ist. In spröden Körpern erfolgt ohne erhebliche Deformation der Bruch nach den dem zweiten System entsprechenden Gleitflächen. „Da die Richtungen des ersten Systems dem Verlauf der primären Schubspannungen bei der Torsion entsprechen, so liegen jene Knochenlamellen zu den primären Schubspannungsrichtungen bei Torsion ebenso, wie die normale Spongiosaarchitektur zu den Schubspannungen, die sich unter dem Einfluß von Normalbeanspruchungen ergeben. Damit ist ohne weiteres die Möglichkeit gegeben, daß die betreffenden Balken in der Tat eine Torsionsverstrebung bilden können, zumal bei ihrem dafür durchaus geeigneten Verlauf mit Bezug auf den Knochenquerschnitt. Ihre Lage an der inneren Oberfläche erklärt sich so, daß sie bei der Erweiterung der Markhöhle als die meist angestrengten Stellen von den stattfindenden Resorptionsprozessen (vgl. später) verschont blieben.“ (Gebhardt.)

Die Art der Reaktion des Knochens auf die ihn treffenden mechanischen Einwirkungen, die sich in seiner Struktur und Architektur ausprägt, ist etwas prinzipiell ganz Verschiedenes von den passiven Deformationen, welche feste Körper und auch er selbst während der Beanspruchung erleiden. Jene schafft bzw. erhält widerstandsfähiges Material auf dem Wege der maximalen Zug- und Druckspannungen, diese bewirken Materialtransporte in den sogenannten Gleitflächen, welche zu jenen Spannungsverläufen allenthalben schräg geneigt stehen (Gebhardt). „Es stellt sich somit die schließliche Architektur als das Resultat einer physiologischen Reaktion des Gewebes auf den trophischen Reiz der Funktion dar.“ Es entspricht dieser Auffassung, wie Gebhardt bemerkt, durchweg, daß sich eine rein mechanische Erklärung des Einflusses der Funktion nicht finden läßt.

„Während der Techniker bei der praktischen Ausführung seiner Bauten mit einem passiven Material hantieren muß, d. h. mit einem Material, welches in seinen kleinsten Teilchen nicht mittätig ist und

welches in diesen kleinsten Teilchen entweder unverändert bleibt oder höchstens passiv und alsdann in einer für den vom Techniker geplanten Bau zweckwidrigen Weise sich verändert, hat es die Natur beim lebenden Knochen mit einem in seinen kleinsten Teilchen aktiv höchst beweglichen Material zu tun, d. h. mit einem in diesen kleinsten Teilchen durch den trophischen Reiz der Funktion dirigierbaren und demgemäß im Dienste eben dieser Funktion in zweckmäßiger Weise mittätigen Material." (J. WOLFF.) So kommt es auch, daß die Natur das anscheinende Wunder vollbringt, „in dem nicht homogenen Knochen genau dieselben Linien herzustellen, welche nach der Berechnung des Mathematikers eigentlich nur für homogene Körper eine volle Richtigkeit haben sollten".

Nach W. GEBHARDT besteht beim Menschen wie bei allen größeren Säugetieren die Regel, daß bei der Entwicklung der Knochenarchitektur diese zunächst durch eine tubulöse Spongiosa in groben Zügen hergestellt oder auch von ihr nur durch Materialvorhandensein an den später wichtigen Stellen gewissermaßen vorbereitet wird und daß dann durch Resorptionsvorgänge an den Röhrchenwandungen, wobei die Apposition die Glättung und Ausrundung übernimmt, erst die definitive Architektur aus dem Plus von Material gewissermaßen herausgeschnitten wird, um im höheren Alter immer deutlicher zu werden, zuletzt sogar vielfach auf Kosten der Widerstandsfähigkeit des Ganzen.

Wenn wir nun fragen, auf welche Weise die funktionelle Anpassung diese zweckmäßigen Gestaltungen vollbringt und welches die Prinzipien sind, nach denen sie dabei tätig ist, so hätte man, um es mit ROUX ganz allgemein auszudrücken, mit der überall nachweisbaren Eigenschaft der Gewebszellen zu rechnen, „durch den funktionellen Reiz nicht bloß zur spezifischen Tätigkeit, sondern, sei es direkt oder indirekt, auch zur Assimilation (zur Bildung neuer entsprechender Substanz, sowie zum Ersatz und zur Ueberkompensation des Verbrauchten) angeregt zu werden". Gerade das Verhalten des Knochengewebes „die statische Struktur auch in neuen Druck- und Zugverhältnissen diesen angepaßt hervorzubringen, spricht auf das entschiedenste für diese Eigenschaft ihrer Zellen und die rasch ablaufende Entartung der aktiv fungierenden Teile (Milz, Nieren, Drüsen), bei gänzlicher Fernhaltung der funktionellen Reize scheint das gleiche auch für diese Organe zu beweisen (W. ROUX)".

Denken wir uns mit ROUX einen beliebig gestalteten Knochen im Innern mit einem unregelmäßigen Maschenwerk von Spongiosabälkchen erfüllt und von einer Aufnahmefläche her stets in der gleichen Richtung auf Druck beansprucht, wobei sich der Druck auf einen anderen Knochen mit einer gleichfalls gegebenen Fläche fortpflanzen soll, etwa so wie das Schienbein den Druck vom Oberschenkel auf den Fuß überträgt; „dabei bestehe der Knochen aus einem Gewebe, dessen Bildungszellen die Eigenschaft besäßen, durch sie treffenden Druck oder Zug zur Ernährung und Knochenbildung angeregt zu werden, bei Druck- oder Zugmangel gewissen Grades aber keine Knochensubstanz zu bilden". „Wird nun dieser Knochen gebraucht, so werden 1) die zufällig in der Richtung des Druckes gelegenen Knochenbälkchen stärker gedrückt, also auch stärker ausgebildet; das gleiche gilt 2) von den nur wenig von dieser Richtung abweichenden Balken; die ihnen aufliegenden Osteoblasten werden an den stärker gespannten, erschütterten

Stellen stärker erregt, daher durch vermehrte Tätigkeit das Bälkchen verdicken und ihm durch Auflagerung an den betreffenden Stellen allmählich die Richtung stärksten Druckes geben. In dem Maße aber, als die in der Hauptdruckrichtung gelegenen Teile stärker ausgebildet werden, müssen sie 3) die anderen entlasten, so daß dieselben nach ihrem physiologischen Schwunde nicht wieder von neuem gebildet werden können. So bleiben schließlich bei der angenommenen Konstanz der Druckrichtung bloß Bälkchen von den Richtungen stärksten Druckes übrig. Diese Richtungen sind nach den Gesetzen der Elastizität zwei, von denen die eine immer stärker ausgebildet und in der Richtung der direkten Einwirkung des Druckes gelegen ist, während die andere darauf senkrecht steht. So findet es sich aber tatsächlich in den Knochen (W. Roux). Indem ferner bei Biegungsbestrebungen, wie sie an „langen" Knochen in verschiedenen Richtungen vorkommen, die äußeren Teile des Knochens stärker gespannt werden, als die inneren, wird in diesen äußeren Teilen durch den stärkeren Reiz das Maschenwerk der Balken immer stärker und dichter sich ausbilden und sobald dies in genügendem Maße geschehen ist, um die inneren Teile zu entlasten, so werden diese nicht wieder regeneriert werden können und daher schwinden müssen. So entsteht dann eine von dichter Knochensubstanz umgebene Markhöhle und bei diesem Bau sowie bei der obigen Struktur an den Enden leistet nach Theorie und Praxis eine Stütze das Höchste mit dem geringsten Materialaufwand (W. Roux).

Allerdings bleibt bei allen diesen Vorgängen vor der Hand die Hauptsache im Dunkel, nämlich die spezifisch ererbte Tätigkeit der von den mechanischen Reizen betroffenen Osteoblasten, was freilich die eigentlich letzte Ursache aller jener das Zweckmäßige schaffenden Veränderungen als Folgen funktioneller Anpassung bildet. Wir kennen die Vorgänge nicht, welche in den Osteoblasten durch jene Reizursachen ausgelöst werden und wissen eben nur oder können es wenigstens schließen, daß jene Bildungszellen in spezifischer Weise auf die adäquaten Reize reagieren, daß es, um mit Hering zu sprechen, ihre „spezifische Energie" ist auf Druck und Zugreize mit vermehrter Produktion von Knochengrundsubstanz zu reagieren.

E. Chemie des Knochengewebes.

Sehen wir ab von dem Inhalt der Markräume, den Blutgefäßen und den Knochenzellen sowie sämtlichen diese Teile durchtränkenden Flüssigkeiten, so besteht das Knochengewebe im wesentlichen aus Bindegewebsfibrillen (kollagenen Fibrillen), einer organischen Zwischen-(Kitt-)Substanz und eingelagerten Mineralteilen (Knochenerde). Die organische Grundsubstanz entkalkter Knochen („Ossein") besteht zum größten Teil aus typischem Kollagen, welches den Fibrillen entstammt; doch muß ausdrücklich betont werden, daß neben diesen noch eine sie verbindende organische Kittsubstanz von anderer chemischer Beschaffenheit als Träger der Kalksalze vorhanden ist, obschon Kölliker die Ansicht vertreten hat, daß eine solche fehlt und infolgedessen den Kalk „an die leimgebende Substanz gebunden" erachtet (62). Er stützte sich dabei hauptsächlich auf die unzähligen Knochenanalysen, bei welchen aber immer die organische Substanz einfach durch den Glühverlust bestimmt und in üblicher Weise als „Ossein"

(Kollagen) gerechnet wurde. Daß dies nicht angeht, haben verschiedene Erfahrungen gelehrt. WEISKE (117, 118) fand, daß mit HCl entkalkte Knochenscheiben vom Femur des Rindes, welche durch wochenlanges Auswaschen mit kaltem und schließlich mit warmem Wasser von 50° C von Säure befreit worden waren, durch einfaches Kochen in Wasser nicht völlig gelöst wurden; es blieb ein Rest, der sich erst bei Kochen im PAPINschen Topf bei 130° löste. Außerdem zeigte der getrocknete Rückstand beider Lösungen die Eigenschaft, daß er sich in kochendem Wasser nur teilweise löste und daß der nur quellende ungelöste Teil mit MILLONschem Reagens sich intensiv rot färbte.

Man kann aus diesen Befunden wohl mit Sicherheit schließen, daß nicht alle organische Substanz des Knochens reine leimgebende Substanz sein kann. Nach v. EBNER (27) bleibt in ausgekochten Knochenschliffen, aus welchen die leimgebende Substanz verschwunden ist, selbst nach noch so langem Kochen immer noch ein organischer Rest übrig. „Wäre dieser Rest auch kollagen, so ist nicht einzusehen, warum durch fortgesetztes Kochen in Wasser nicht alle organische Substanz aus dem Knochen ausgezogen werden kann." HAWK und GIES (Amer. Journ. of Physiol., 5 u. 7) konnten ferner aus entkalkten Knochen mit halbgesättigtem Kalkwasser ein Mukoïd ausziehen, welches durch HCl (2-prom.) ausgefällt wurde. Nach Entfernung des Osseomukoïds und Kollagens (durch Kochen mit Wasser) verblieb als ungelöster Rückstand „Albumoïd". Das Osseomukoïd scheint dem Sehnenmucin sehr nahe zu stehen. Es liefert beim Sieden mit HCl reduzierende Substanz und ist in 10-proz. Kalilauge löslich.

Die grundsätzliche Differenz der Anschauungen KÖLLIKERS und v. EBNERS bezüglich des Vorhandenseins oder Nichtvorhandenseins einer interfibrillären Kittsubstanz hat natürlich auch zur Folge, daß KÖLLIKER die Fibrillen selbst als verkalkt betrachtet, während v. EBNER den Kalk ausschließlich in die Zwischensubstanz verlegt.

Wenn nun auch die Mehrzahl der Autoren sich der Anschauung v. EBNERS angeschlossen hat, so ist die Frage doch vielfach diskutiert worden. Auch GEBHARDT hat dieselbe vom Standpunkte der Festigkeitslehre aus eingehend erörtert und kommt zu dem Schluß, „daß sie trotz ihrer großen anderweitigen Wichtigkeit für die mechanischen Eigenschaften der Knochengrundsubstanz nicht von grundlegender Bedeutung ist."

„Auch für die Anhänger der KÖLLIKERschen Auffassung, welche die Fibrille selbst verkalken und damit zum starren Stäbchen werden läßt, bleiben alle diejenigen Vorteile erhalten, welche in der exquisit faserigen Zusammensetzung eines Hartgebildes in mechanischer Beziehung dort und hier hervorgehoben werden und ebenso behalten für sie alle die Schlüsse ihre Gültigkeit, welche aus bestimmten Richtungsverhältnissen des Faserverlaufes für die mechanische Widerstandsfähigkeit des betreffenden Gebildes gezogen werden. Der Unterschied besteht darin, daß sie nur ein bei Längszug oder -druck zug- und druckfestes Element zur Verfügung haben, statt der vorteilhafteren Arbeitsteilung, die in dem Vorhandensein je eines zug- und eines druckfesten Elementes liegt." (GEBHARDT.)

„v. EBNER hat seine Schlüsse über die Kalkfreiheit der Fibrillen auf die Polarisationserscheinungen und auf die luftführenden Röhrchen gestützt, die in ausgekochten oder geglühten Knochen den sie vorher

einnehmenden Fibrillen entsprechen (Fig. 304) und so treffend seine Ausführungen sind, so wäre es doch wünschenswert, an einer isolierten Fibrille ihre Beziehungen zur Kalkablagerung vor Augen zu bekommen." (Mays.) Mays (74, 75) hat nun ein Objekt kennen gelehrt, welches diesen Anforderungen entspricht. Es handelt sich dabei um eigentümliche stäbchenförmige Gebilde in den Sehnen des Frosches, die sich als Kalkablagerungen erwiesen. Sie finden sich besonders dicht gedrängt in der Sehne des M. sternoradialis oft so reichlich, daß nach Aufhellen mit Kalilauge fast nur Kalkstäbchen zu sehen sind. Unterwirft man eine solche Sehne der Trypsinverdauung, so sieht man nie isolierte Kalkstäbchen, wohl aber lassen sich an den isolierten Fibrillen örtliche Auftreibungen von verschiedener Länge erkennen, vergleichbar Stabperlen, die auf einen Faden aufgereiht sind. Bei etwa 100-facher Vergrößerung gleichen sie durch ihre scharfe Begrenzung und ihren Glanz fast Kristallen. Bei stärkerer Vergrößerung erscheinen sie jedoch etwas körnig und manchmal eigentümlich treppenförmig abgeschnitten: man erhält durchaus den Ein-

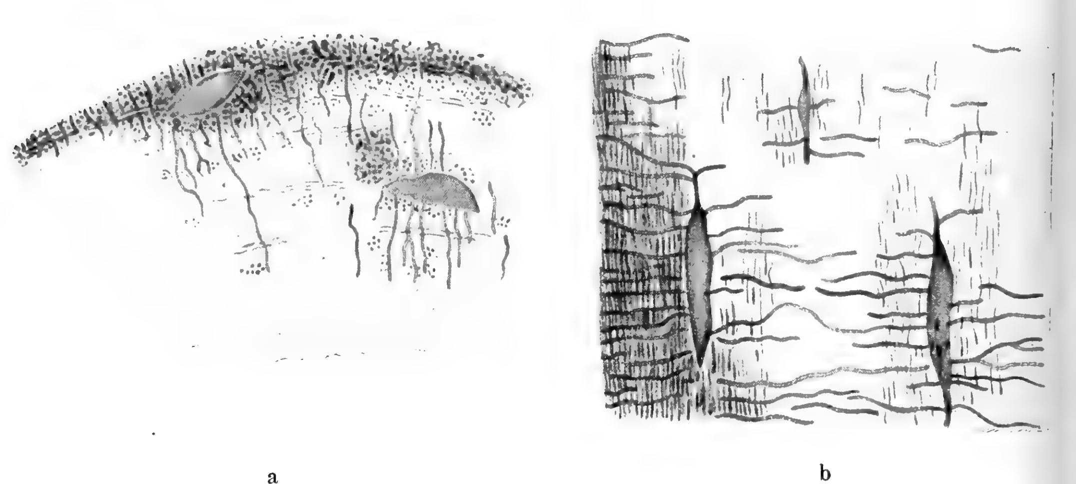


Fig. 304. a Teil eines Haversschen Lamellensystemes aus einem Querschliff der Diaphyse eines menschlichen Femur, der mit Wasser im zugeschmolzenen Glasrohr 12 Stunden bei 120° C digeriert wurde. Präparat in hartem Canadabalsam, teilweise lufthaltig. In den letzteren Partien schwarze, lufthaltige Punkte und Punktgruppen, die Querschnitten von Röhrchen entsprechen, in welchen Fibrillen enthalten waren. b Längsschliff ebenso behandelt. Die lufthaltigen Partien mit deutlich sichtbaren (lufthaltigen) dunklen Strichen entsprechend den Röhrchen, in welchen Fibrillen enthalten waren. (Nach V. v. Ebner.)

druck, daß es sich bei diesen Gebilden um etwas der Fibrille Aufgelagertes handelt. Läßt man mit Essigsäure angesäuerte 20-proz. Kochsalzlösung zufließen, so verschwinden die scheidenartigen Verdickungen sofort und die Fibrille erscheint allerorts gleichmäßig dick. Dies verhält sich nun bemerkenswerterweise ganz anders, wenn die Fibrillen vorher mit Delafieldschem Hämatoxylin gefärbt waren. Dann änderten sich die Stäbchen gar nicht. Der Grund hierfür liegt nicht im Farbstoff selbst, sondern in dem Alaungehalt der Lösung.

MAYS erbrachte den Nachweis, daß sich Fibrillen und Stäbchen dem gleichen Reagens gegenüber und unter gleichen Bedingungen ganz verschieden verhalten und da dies auch dann gilt, wenn die Kalksalze durch Essigsäure extrahiert sind, so bleibt wohl nur die Erklärung, daß die Stäbchen eine andere organische Grundlage haben als die Substanz der Fibrillen. Das mikrochemische Verhalten jener Grundlage weist darauf hin, daß es sich um die mucinhaltige Zwischensubstanz handelt. Da eine Mucinlösung bei Anwesenheit von Salzen durch Essigsäure nicht oder doch schwerer gefällt wird, so wird es erklärlich, warum die Stäbchen bei Anwendung von angesäuerter Kochsalzlösung, wo auch der Kalk gelöst wird, ganz verschwinden. Die Vorbehandlung mit alaunhaltiger DELAFIELDscher Hämatoxylinlösung macht die Stäbchen gegen jenes Reagens, noch mehr aber gegen reine Essigsäure, widerstandsfähig.

Diese und andere Befunde von MAYS lassen schließen, daß auch bei den Kalkablagerungen in Froschsehnen es nicht die kollagenen Fibrillen sind, welche von der Verkalkung betroffen werden, sondern daß ihnen Röhrchen einer anders gearteten organischen Substanz, die verkalkt ist, aufgereiht sind. Es ist von Interesse, daß auch die Art der Kalksalze in den Röhrchen die gleiche zu sein scheint, wie in der Knochenerde. Jedenfalls konnte MAYS (l. c.) darin H_3PO_4 nachweisen. Man hätte so in den kollagenen Fibrillen der Froschsehne mit ihren Kalkröhrchen sozusagen „das einfachste Paradigma der Kalkablagerung beim Ossifikationsprozeß vor sich, insoferne als hier das prinzipielle Verhalten der Fibrillen gegen Kalkablagerung, die der des Knochens ähnlich ist, sich dokumentiert“ (MAYS).

Was nun die Beschaffenheit des Kalkes in der Knochengrundsubstanz betrifft, so ist vor allem zu bemerken, daß die Einlagerung niemals eine körnige oder mikrokristallinische ist. „Was bei dieser Art der Einlagerung resultiert, das sieht mikroskopisch völlig anders aus; wir haben dafür überaus zahlreiche Beispiele in verkalkenden Knorpeln und anderen Geweben. In der Tat kann eben hierdurch nur eine Verkalkung, nicht eine Verknöcherung der Gewebe zustande kommen, d. h. eine mit nachherigem, feinkörnigem, echtem Niederschlag unter Trübung im durchfallenden Lichte vorhandene Infiltration mit Lösungen von Kalksalzen, die in den natürlichen, wenn auch noch so feinen Spalträumen, also auf der Oberfläche der Gewebselemente und zwischen ihnen zum Niederschlag kommen. Bei der echten Verknöcherung dagegen kommt der Kalk innerhalb der Gewebselemente (bzw. der Zwischensubstanz) und zwar keineswegs als geformter oder feinkörniger echter Niederschlag, sondern in molekularer oder fast molekular feiner Verteilung, teilweise vielleicht auch in der Form einer chemischen Verbindung mit der Substanz der Gewebselemente zur Ablagerung. Deshalb entsteht durch die Verknöcherung auch niemals eine Trübung des mikroskopischen Bildes der Gewebselemente, sondern nur der eintretenden größeren Dichte (spezifisches Gewicht) wegen, eine überaus deutliche Erhöhung des Brechungsindex. Makroskopisch und in dicken Schichten hat allerdings und zwar durch Erhöhung der zahllosen winzigen Einzelreflexe, welche nur den Knochen und andere Gewebe im auffallenden Licht weißlich undurchsichtig erscheinen

lassen, die Verknöcherung eine Erhöhung dieser Undurchsichtigkeit zur Folge wie die Verkalkung, nur daß es sich eben in Wirklichkeit nicht, wie bei dieser um die Einlagerung eines neuen anders brechenden körperlich nachweisbaren Formbestandteiles (der Körnchen), sondern um eine Verstärkung der Kontraste durch Erhöhung des Brechungsindex des einen Gewebsbestandteiles handelt.“ (Gebhardt.) Es erscheint dies um so wichtiger, als ja die Nadeln der Kalkschwämme sowie die Kalkskelette der Echinodermen sich, wie früher ausgeführt wurde, ganz so verhalten, als wären sie aus einem Kristall herausgeschnitten. Gebhardt hat denn auch mehrfach versucht, an möglichst einheitlich und gleichmäßig gebauten größeren Komplexen von Knochensubstanz im polarisierten Licht Anzeichen einer kristallinischen Struktur zu finden, aber immer vergebens. Die „kolloidale“ Natur der Kalksalze im Knochengewebe, worauf Gebhardt und neuerdings auch Liesegang (70) hingewiesen haben, ist demnach eine nicht zu bezweifelnde Tatsache, und es ist sehr bemerkenswert, daß ganz das Gleiche auch bezüglich des Kalkes im Chitinpanzer der Crustaceen gilt.

Die Menge der Trockensubstanz des frischen, blut- und markhaltigen Knochens ist selbstverständlich sehr variabel und es bestehen nicht nur nach der Art des Tieres, sondern auch je nach dessen Alter außerordentlich große Verschiedenheiten. Nach den Analysen von Schrodt (101a) schwankt der Wassergehalt sämtlicher Knochen des Skelettes eines Hundes zwischen 15 und 44 Proz. und zwar sind die kompakten Knochen im allgemeinen ärmer an Wasser als spongiöse. Wie der Wassergehalt so ist auch der Fettgehalt sehr verschieden, was ja eigentlich in Hinblick auf die wechselnde Entwicklung des Markes ganz selbstverständlich erscheint. Dagegen schwankt der Gehalt trockener, fettfreier Knochen an Mineralbestandteilen individuell und bei verschiedenen Tieren nur innerhalb enger Grenzen, so daß in der Trockensubstanz der Knochen ein ziemlich konstantes Verhältnis zwischen organischen und unorganischen Bestandteilen zu bestehen scheint. In Prozenten fanden sich an Asche in den trockenen Knochen:

Menschlicher Fetus	63,0	Wolf	65,63
Neugeborener	64,8	Junges Huhn	65,40
97-jährige Frau	64,9	14-tägiger Sperling	66,35
14-jähriges Pferd	66,49	Schildkröte	63,05
Hund (Mittel)	66,78	Steinbutt	63,93
Rinder-Fetus	62,55	Steinbutt (Hautknochen)	66,00
4-jähriger Stier	67,67		

Es berechnet sich demnach die Menge der Mineralstoffe im trockenen fettfreien Knochen zu etwa 66 Proz. und verbleiben für die organischen Verbindungen 34 Proz. Von diesen sind nach einer Schätzung Hoppe-Seylers 25—26 Proz. Kollagen, so daß für die Bestandteile der Knochenzellen etwa 8 Proz. bleiben würden.

Die Knochenerde besteht ganz überwiegend aus Calciumphosphat und Calciumkarbonat, doch finden sich auch geringe Mengen von Magnesiumphosphat, sowie Ka-, Na-, Cl- und Fl-Verbindungen. Die Knochenasche, namentlich der Fische, enthält endlich auch Sulfate, doch scheinen dieselben dem Schwefel von Eiweißstoffen zu entstammen (Weiske, 117). Es ist bemerkenswert, daß das Ver-

hältnis der einzelnen Aschenbestandteile im Knochen der verschiedenen Tiere annähernd konstant bleibt. Diese Tatsache veranschaulichen die Resultate der folgenden Analysen von ZALESKY (133), worin die Zahlen den Prozentgehalt der Gesamtasche bezeichnen:

	Ca-Phosphat	Mg-Phosphat	Ca, an Cl, Fl und CO_2 gebunden	CO_2
Mensch	83,89	1,04	7,65	5,73
Rind	86,09	1,02	7,36	6,20
Meerschweinchen	87,38	1,05	7,03	—
Schildkröte	85,98	1,36	6,32	5,27

Selbst in der Asche der Fischknochen herrschen annähernd dieselben Quantitätsverhältnisse. So fand WEISKE (l. c.) in der Asche aus den Knochen eines Steinbutts

53,13 Proz. CaO 42,72 Proz. P_2O_5 und 0,91 Proz. MgO,

während sich aus den Analysen ZALESKYS (l. c.) für die Knochenasche des Menschen die entsprechenden Zahlen

52,83 Proz. CaO 38,73 Proz. P_2O_5 und 0,48 Proz. MgO

ergeben. Hiermit stimmen annähernd auch die Analysen von S. GABRIEL (36) überein. Derselbe fand im Oberarmknochen vom Menschen:

51,31 Proz. CaO 36,65 Proz. P_2O_5 und 0,77 Proz. MgO

im Schenkelknochen des Rindes:

51,28 Proz. CaO 37,46 Proz. P_2O_5 und 1,00 Proz. MgO,

sowie in den gesammelten Gänseknochen:

51,01 Proz. CaO 38,19 Proz. P_2O_5 und 1,27 Proz. MgO.

Auch das verschiedene Alter der Tiere ändert in der Zusammensetzung der Knochenasche wenig. WILDT (124) untersuchte nach dieser Richtung die Knochen von 12 Kaninchen, deren Alter zwischen 1 Tag und 4 Jahren schwankte. Er fand sehr geringe Differenzen:

51,91—52,89 Proz. CaO, 39,78—42,20 Proz. P_2O_5 und
0,83—1,38 Proz. MgO.

Analysen von VOIT an Knochen von Hunden und von BRUBACHER an Knochen von Kindern haben ergeben, daß das Skelett mit zunehmendem Alter ärmer an Wasser und reicher an Asche wird; auch wurde behauptet, daß die Knochen älterer Kaninchen mehr kohlensaures und weniger phosphorsaures Calcium enthalten.

Es liegen auch Versuche vor (WEISKE, 120) über die Möglichkeit eines Ersatzes des Kalkes in den Knochen durch Sr oder Mg. WEISKE fütterte alte wie auch junge noch wachsende Tiere mit kalkarmer Nahrung, der aber reichlich Sr-, Mg- oder Al-Salze beigegeben waren. Es fanden sich aber dann in den Knochen kaum Spuren von Sr, keine Tonerde und ebensoviel Kalk und Magnesia, wie unter normalen Verhältnissen. Nach GABRIEL (l. c.) sollen der Kalk- und Magnesiagehalt der Knochen einerseits, sowie der Phosphorsäure- und Kohlensäuregehalt andererseits, in einem Kompensationsverhältnis zueinander stehen. Je höher der Kalk- bzw. Phosphorsäuregehalt eines Knochen ist, um so geringer wäre der Magnesia- bzw. Kohlensäuregehalt, so daß sich beide Basen und beide Säuren zu einer konstanten Größe ergänzen. Die Quantität des Natrons wurde von GABRIEL in verschiedenen Menschen- und Tierknochen auf 1,04—1,11 Proz. bestimmt. Das Na übertrifft hier, im Gegensatz zu allen übrigen Geweben (abgesehen vom Knorpelgewebe) bei weitem das Kali, dessen

Menge sich nur auf 0,18—0,32 Proz. berechnet. Die Cl-Menge der Knochen ist minimal und macht nur wenige Hundertstel Prozent der Knochenasche aus. Der Fl-Gehalt der Knochen ist früher erheblich überschätzt worden und macht nach demselben Autor kaum 0,05 Proz. der Asche aus (ausnahmsweise 0,1 Proz.).

Sehr bemerkenswert ist es, daß, wie Gabriel fand, die Mineralstoffe der Knochen Wasser in zweierlei Form enthalten. Während der eine Teil bei Temperaturen von 300—350° C entweicht und die Funktionen des Kristallwassers hat, kann der andere durch Hitze allein überhaupt nicht ausgetrieben werden, wohl aber durch Glühen mit Kieselsäure. Dieser letztere Anteil, dessen Menge 1,07—1,37 Proz. der Knochenasche beträgt, ist ein Ausdruck für die Basizität des Knochenphosphates und muß im Gegensatz zum Kristallwasser als Konstitutions- oder Säurewasser bezeichnet werden. Unter Berücksichtigung dieser Tatsachen ergibt sich, daß im Knochenphosphat auf 15 Aequivalente Säure, 16 Aequivalente Basis kommen, und dasselbe wahrscheinlich eine lockere Verbindung eines neutralen mit einem basischen Phosphat darstellt. Eine solche Auffassung von der Struktur der Knochenerde wurde schon von Aeby (1—5) ausgesprochen, ohne daß er freilich irgendwelche zwingende Beweise für seine Ansicht beizubringen vermochte. Nach den Untersuchungen von Hoppe-Seyler (52) tritt im Zahnschmelz und in den Knochen, ähnlich dem natürlichen Vorkommen der Phosphate in den Gesteinen (Apatit), Phosphorsäure und Calcium immer annähernd im Verhältnis 6 PO_4 : 10 Ca zusammen. Das von der Phosphorsäure nicht vollständig gebundene Ca ist in der Hauptsache an CO_2 gebunden, nur geringe Mengen an Cl und Fl. Dieses Verhältnis, das seinen natürlichen Ausdruck in der Formel $3[(PO_4)_2Ca_3]CaCO_3$ findet, ist, wie auch M. Levy, ein Schüler Hoppe-Seylers, bestätigt hat, ein festes, sehr konstant und tritt gleich als solches bei der Ablagerung der betreffenden Teile auf (67). Diese Anschauungen über die Konstitution der Knochenerde sind in neuerer Zeit von Th. Gassmann (37, 38) bestätigt worden. Er fand, daß sowohl im normalen, wie im rhachitischen Knochen die gleiche Verbindung aus Kalk, Phosphorsäure und Kohlensäure vorhanden ist. Untersucht man das Verhältnis näher, so entspricht es der obigen Formel der Apatits.

Für den gesunden Knochen beträgt es:

	Ca	PO_4	CO_2
	10	5,74	0,82
Für den rhachitischen:			
	10	5,8	0,88

Nach der Theorie im Sinne der erwähnten Formel beträgt es:

Ca	PO_4	CO_2
10	6	1

Nun hat A. Werner (122) über den Aufbau und die Konstitution komplexer Verbindungen, deren Kenntnis von außerordentlichem Interesse für den Knochenbau sind, eingehenden Aufschluß gegeben. Nach der Theorie von Werner soll der Knochen und die Zähne der Hauptsache nach aus einem Salz bestehen, welches der Formel

$$\left[Ca\left(\begin{matrix}OPO_3Ca\\ >Ca\\ OPO_3Ca\end{matrix}\right)3\right]CO_3$$

entspricht. Da diese komplexe Verbindung nach WERNER ringförmige Konstitution, und infolgedessen größere Stabilität besitzt, so erklärt sich auch deren Unveränderlichkeit im kranken Knochen. Nach GASSMANN (l. c.) ist es möglich, das Phosphatocalciumkarbonat direkt aus den Knochen oder aus Zähnen durch Veraschung der Substanz, immerhin vermischt mit Na-, Ka- und Mg-Salzen, herauszuschälen. Führt man dasselbe in Phosphatocalciumchlorid

$$\left[Ca\left(\begin{matrix}OPO_3Ca\\ > Ca\\ OPO_3Ca\end{matrix}\right)3\right]Cl_2$$

über, so gewinnen wir Mittel, um seine chemischen und physikalischen Eigenschaften zu studieren. Es gelang dies durch Erhitzen des Phosphatocalciumkarbonates mit Calciumchlorid. Dieser Umsatz läßt die Deutung zu, daß das Phosphatcalciumchlorid aus einem positiven komplexen Radikal

$$\left[Ca\left(\begin{matrix}OPO_3Ca\\ > Ca\\ OPO_3Ca\end{matrix}\right)3\right]$$

und dem negativen Säurerest Cl_2 bestehen muß. Nur unter der Voraussetzung, daß dem Phosphatocalciumkarbonat obige Formel zukommt, ist es möglich, den Umsatz im erwähnten Sinne durchzuführen.

F. Die Bildung der Knochengrundsubstanz.

Ich darf mich hier wohl sehr kurz fassen, da, abgesehen von der klassischen Darstellung KÖLLIKERS, in seiner Gewebelehre jedes Lehrbuch der Histologie den Gegenstand behandelt. Es soll daher auch nur auf einige physiologisch wichtige Punkte näher eingegangen werden.

Bekanntlich geht fast das ganze knöcherne Skelett der Wirbeltiere aus einem die Teile desselben im vorgebildeten Zustande enthaltenden, früher angelegten knorpeligen Skelett hervor, und man bezeichnet alle so entstandenen Knochen als primordiale. Der Knorpel dient gleichsam als Modell, um welches die Knochenform gegossen wird, welches dann zur Resorption gelangt, um dem definitiven Ausgusse mit Knochen Platz zu machen oder wie STRELZOFF es ausdrückt: Der präformierte Knorpel dient dazu, um für die wachsenden Knochenbalken ein Gerüst zu bereiten und dadurch denselben eine dem statischen Momente des Knochens entsprechende Richtung zu geben. Auch LOVÉN sagt: „Die Rolle des Knorpels bei der Knochenbildung ist nur eine formbestimmende; der primordiale Knorpel ist in den allermeisten Fällen gleichsam nur eine Gußform für das um den Knorpel abgelagerte Knochengewebe“.

Anfangs nahm man eine solche Bildungsweise für alle Knochen an, bis SHARPEY und KÖLLIKER für einzelne Schädelknochen (Schädeldecke und Seitenteile, Gesichtsknochen) nachwiesen, daß sie aus einem weichen Bindegewebe mit Zellen und Fasern sich entwickeln, welches das knorpelige Primordialcranium umhüllt. Daher liegen auch die so gebildeten Knochen demselben auf und werden deswegen „Deckknochen, Belegknochen oder sekundäre Knochen“ genannt. Daher kann man sie auch auf frühen Entwicklungsstadien und in manchen Wirbeltierklassen selbst beim erwachsenen Tier abpräparieren, ohne den Primordialschädel irgend zu beschädigen (Frosch, Axolotl).

Die Art, wie bei knorpelig vorgebildeten Knochen die Knorpelsubstanz durch Knochen ersetzt wird, ist bei verschiedenen Knochen verschieden. Entweder ent-

stehen, wie es bei der Verknöcherung der Wirbelsäule, der Rippen und des Brustbeines der Fall ist, Knochenkerne im Innern des Knorpels oder es lagern sich vom Perichondrium her, also von außen, anstatt Knorpel, Knochenschichten auf den bereits vorhandenen Knorpel ab. Im ersteren Falle kann man von einer endochondralen, im anderen von einer perichondralen Verknöcherung reden. Auf beide Weisen kann das knorpelige Primordialskelett verdrängt und durch ein knöchernes ersetzt werden, wobei in den einzelnen Wirbeltierklassen Knorpelreste in bald größerem, bald geringerem Umfang erhalten bleiben.

Ueber die sehr eigentümlichen Vorgänge, welche sich bei dem allmählichen Ersatz des Knorpels durch Knochengewebe abspielen, ist erst in neuerer Zeit Licht verbreitet worden, obschon die Lehre, daß es sich um einen solchen Ersatz handelt und daß der Knorpel in der Regel nicht direkt zu Knochen erhärte oder in Knochen sich umwandle, sondern ganz und gar zerstört werde, bereits im 18. Jahrhundert von ROB. NESBITT (Human osteogeny, London 1736) vertreten wurde. Viel näherliegend und daher auch lange Zeit fast allgemein geglaubt schien a priori die gegenteilige Ansicht, daß die Grundsubstanz des knorpelig vorgebildeten Knochens durch eine Metamorphose der Knorpelgrundsubstanz, die Knochenhöhlen und Körperchen aber entweder durch Auswachsen der Knorpelkörperchen oder durch eine unter Bildung von Porenkanälchen statthabende Auflagerung von Verdickungsschichten auf die supponierte Membran der Knorpelzellen aus den letzteren entstehen. Solche Annahmen, die von SCHWANN und HENLE zuerst vermutungsweise ausgesprochen wurden, hatten sich ziemlich allgemein Eingang verschafft und durch lange Zeit glaubte man sie in Deutschland, England und Frankreich auch in Uebereinstimmung mit den positiven Beobachtungen, die man an verknöchernden Knorpeln zu machen Gelegenheit hatte (vgl. H. MÜLLER, 82).

In Deutschland war das besonders der Fall, als KÖLLIKER (60) den rhachitischen Knochen als ein Objekt anführte, wo die Umbildung der Knorpelzellen nach Analogie der Bildung getüpfelter Pflanzenzellen besonders deutlich zu verfolgen sei (vgl. Handb. d. Gewebelehre, Bd. 1, p. 132). Abgesehen davon wurde eine solche direkte Umwandlung der Knorpelgrundsubstanz in Knochengrundsubstanz auch noch an gewissen Teilen des Unterkiefers und beim ersten Beginn der Ossifikation der Clavicula der Säugetiere sowie bei der Verknöcherung des Rehgeweihes beobachtet. „Die anscheinend in homogener Zwischensubstanz liegenden und ausläuferlosen, rundlichen Knorpelzellen treiben in solchen Fällen mit dem Beginn der Kalkdurchtränkung des Gewebes allenthalben kurze Ausläufer, wodurch sie sternförmig werden; indem diese Ausläufer sich sichtbar verlängern, kommen diejenigen benachbarter Zellen einander näher, bis sie sich endlich sämtlich treffen und das bekannte leicht sichtbare plasmatische Netzwerk des Knochengewebes bilden, worauf die kalkdurchtränkte Zwischensubstanz erhärtet.“ (M. FÜRBRINGER.) (Fig. 305.) In allen Fällen

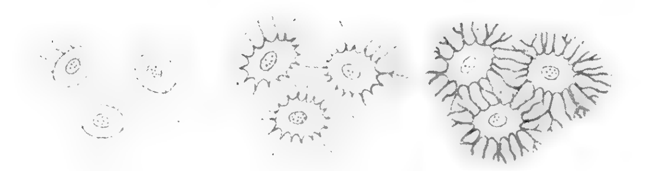


Fig. 305. Metaplastische Verknöcherung des Knorpelgewebes (Schema). a Knorpel mit für gewöhnlich unsichtbaren, hier nur angedeuteten äußerst feinen Zellenläufern in der Grundsubstanz. b Teilweise Verdickung der Zellausläufer (Erweiterung der Kanälchen von den Zellen her). c Vollkommene Verdickung der Zellausläufer, wodurch dieselben nun leicht sichtbar werden. Mit der Verhärtung der kalkdurchtränkten Intercellularsubstanz (Grundsubstanz) ist die metaplastische Verknöcherung vollendet. (Nach M. FÜRBRINGER.)

ist aber die „neoplastische" Knochenentwicklung bei knorpelig angelegten Knochen ungleich häufiger als diese direkte „metaplastische" Verknöcherung. Es ist hauptsächlich das Verdienst H. MÜLLERS (l. c.) dies zuerst nachgewiesen zu haben. Seine Resultate wurden später allgemein bestätigt (GEGENBAUR, 44; WALDEYER, 115; LANDOIS, 63, u. a.).

Die Verknöcherung eines jeden Knorpels erfolgt im großen und ganzen in einer übereinstimmenden Weise. Die ersten Veränderungen bestehen bei endochondraler Ossifikation darin, „daß an einer bestimmten Stelle des Knorpels die Zellen sich vergrößern und teilen; dann wird die Grundsubstanz selbst durch Einlagerung von Kalksalzen feinkörnig getrübt. Solche Stellen sind bald mit unbewaffnetem Auge zu bemerken und heißen Ossifikationspunkte (Verkalkungspunkte, (Fig. 306a). Die vom Verkalkungspunkte entfernten Knorpelpartien wachsen weiter in die Dicke und Länge, während am Verkalkungspunkte selbst kein Wachstum mehr stattfindet; dadurch erscheint jene Stelle des Skelettstückes wie eingeschnürt. Unterdessen ist an der Oberfläche des Verkalkungspunktes ein an jungen Zellen und Blutgefäßen reiches Gewebe, das osteogene Gewebe, aufgetreten (Fig. 306). Es dringt in den Knorpel ein und bringt die verkalkte Knorpelgrundsubstanz zum Zerfall. Die Knorpelzellen werden frei und gehen zugrunde; so ist eine kleine Höhle im Verkalkungspunkte entstanden, der ‚primordiale Markraum'. Die nächste Umgebung desselben macht nun die gleichen Prozesse durch. Allmählich erfolgt eine immer mehr vorschreitende Vergrößerung des Markraumes, indem neue Partien des Knorpels einschmelzen. Dabei werden die Kapseln vieler Knorpelzellen eröffnet, die Zellen gehen zugrunde, während die zwischen diesen gelegene verkalkte Grundsubstanz sich noch in Form zackiger, in den

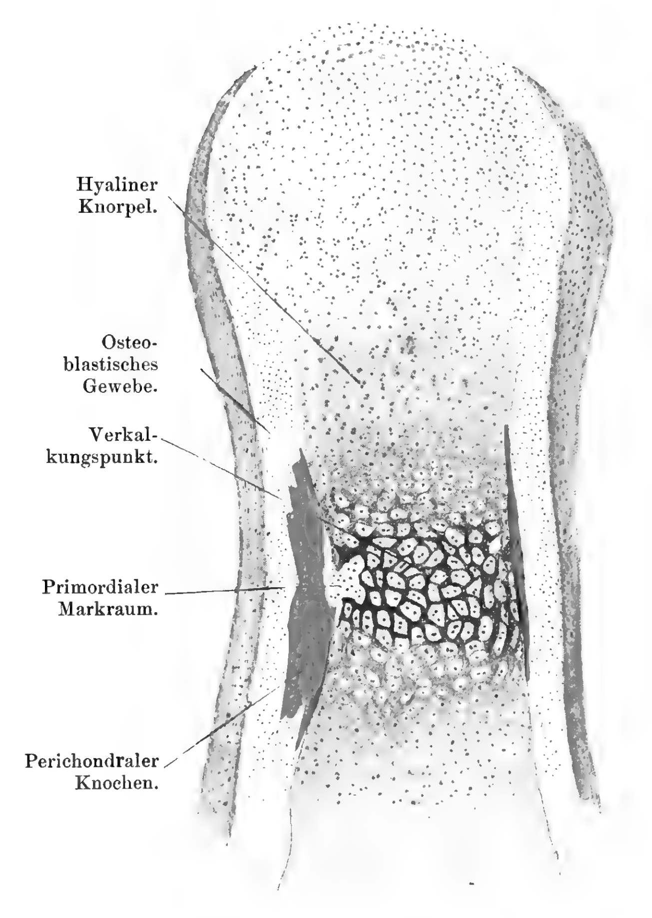


Fig. 306a. Stück eines dorsopalmaren Längsschnittes einer Kleinfingerphalanx eines 6-monatlichen menschlichen Fetus. 60mal vergrößert. Am Verkalkungspunkt sind die Knorpelhöhlen vergrößert und enthalten mehrere Zellen, weiter oben stehen die Knorpelzellen in Gruppen. Jede Gruppe ist durch wiederholte Teilung aus einer Knorpelzelle hervorgegangen. (Nach STÖHR.)

Markraum ragender Fortsätze erhält. Dieser letztere ist jetzt eine buchtige Höhle, gefüllt mit Blutgefäßen und Zellen, die Knorpelmarkzellen genannt werden.“ (Stöhr.) Es ist bemerkenswert, daß, wo Knorpel nur in einer Richtung verknöchern, die Zellen an der Verknöcherungsgrenze immer in Säulen geordnet erscheinen. Am deutlichsten ist dies an den Diaphysenenden der Röhrenknochen zu sehen, wo die Reihen sehr zierlich und regelmäßig parallel nebeneinander liegen und eine beträchtliche Länge besitzen, ähnlich auch an den Verbindungsflächen der Wirbel. Wo dagegen die Knochenkerne inmitten eines Knorpels nach allen Seiten sich vergrößern, sind die Knorpelzellen in rundliche oder länglich-runde, unregelmäßig durcheinanderliegende Häufchen angeordnet, wie in den kurzen Knochen bei ihrer ersten Bildung und in den Epiphysen. Es steht diese eigentümliche Lagerung der Knorpelzellen mit der Art ihrer Vermehrung in bestimmtem Zusammenhang. Jede einzelne Gruppe entspricht gewissermaßen einer einzigen ursprünglichen Zelle und stellt deren Abkömmlinge dar. In den einen Fällen legen sich alle neugebildeten Zellen in ein oder zwei Reihen hintereinander und dann entstehen jene Reihen (Säulen), in den anderen dagegen bilden sich mehr kugelförmige Massen.

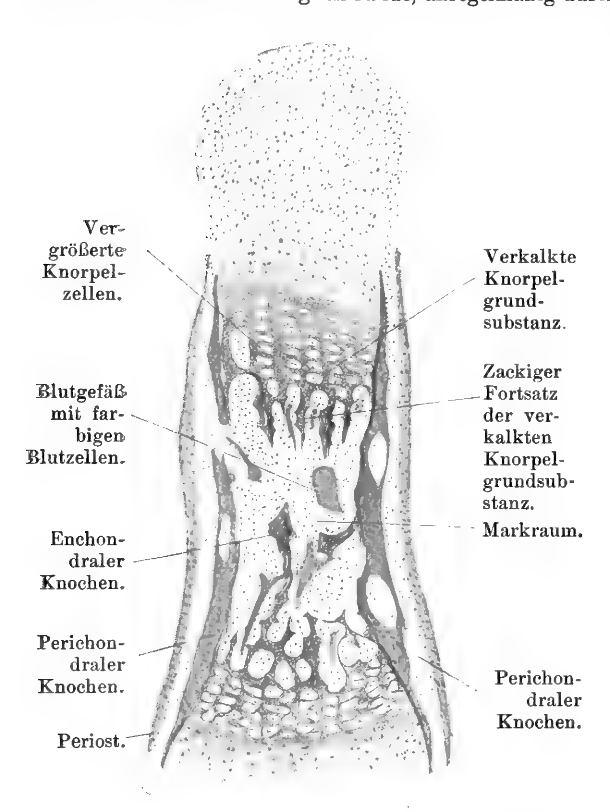


Fig. 306 b. Stück eines dorsopalmaren Längsschnittes einer Mittelfingerphalanx eines 4-monatlichen Fetus. 60mal vergr.

Dunkel blieb zunächst die Herkunft der Zellen des Knorpelmarkes, welche das neue Knochengewebe bilden sollten. H. Müller sah sich zu der Annahme gedrängt, daß sie als Nachkommen der früheren Gewebszellen (Knorpel- resp. Bindegewebszellen) aufzufassen seien. Hier setzte später Gegenbaur (l. c.) ein und bildete so die neoplastische Theorie Müllers zur Osteoplasten-Theorie aus. Er stellte zuerst die Existenz besonderer (möglicherweise aus dem Ektoderm stammender) Zellen auf, die mit der Fähigkeit Knochensubstanz zu erzeugen (abzusondern) ausgestattet sind. Seine Angaben fanden sehr bald volle Bestätigung durch Waldeyer.

„Eben gebildete Markräume in verkalkter Knorpelsubstanz eines Ossifikationsrandes sind anfänglich von einer gleichmäßigen Masse rundlicher Zellen erfüllt. Sehr bald macht sich jedoch in jedem Markraum ein Unterschied zwischen einer oberflächlichen und einer inneren Zellenlage bemerklich und geht die erstere nach und nach in eine epithelartige Schicht über, während die inneren Zellen zum Teil

als rundliche Elemente (primitive Markzellen) verharren, zum Teil in sternförmige Bindesubstanzzellen sich umbilden. Die epithelartigen Zellen nun, deren besondere Anordnung GEGENBAUR zuerst bestimmt hervorgehoben hat, sind die eigentlichen Osteoblasten, die im allgemeinen Zylinder- oder Pflasterzellen gleichen." (KÖLLIKER; Fig. 307a.) Es scheint, daß bei der Mark- wie Osteoblastenbildung die Blutgefäße eine große Rolle spielen, indem man immer mit den einbrechenden Gefäßen wucherndes Markgewebe beobachtet. SCHAFFER (96) trifft wohl das Richtige, wenn er meint, „daß auf dieser reichlichen Gefäßbahn Markzellen und Osteoblasten aus der Bildungsschicht des Periostes eingeführt werden und mit Ueberresten der embryonalen Bildungszellen, welche fortwachsen, das junge Markgewebe bilden". In der Tat weiß man seit langem, daß bei der Bildung von Röhrenknochen das Mark von außen her einbricht. Schon H. MÜLLER hatte es als eine „denkbare" Auffassung bezeichnet, daß die Kanäle im Innern von Knorpel, von denen die Bildung

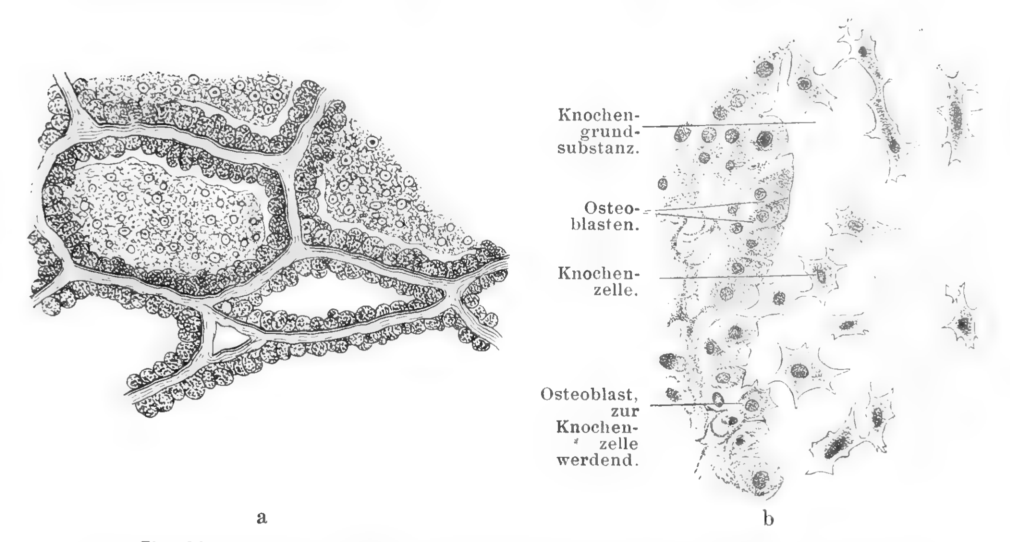


Fig. 307. a Knochengewebe aus dem Unterkiefer eines Kalbsfötus von 16,2 cm. Man sieht die mit Zellen gefüllten Markräume, an deren Wand die Osteoblasten liegen, deren Produkt ein Balkenwerk aus noch zellenfreier Knochensubstanz darstellt. (Nach KÖLLIKER.) b Knochenstück mit anliegenden Osteoblasten. (Nach STÖHR.)

der echten Knochensubstanz ausgeht, gewissermaßen Einstülpungen des Perichondriums wären und alle Knochenzellen Abkömmlingen der aus Perichondrium hervorgehenden Markzellen. „Es ist dies indessen, wie er weiter bemerkte, nicht wahrscheinlich, da an vielen Stellen wenigstens der Anschein sehr dafür ist, daß Abkömmlinge der Knorpelzellen selbst zu Knochenzellen werden", eine Ansicht, die zurzeit wohl (für die neoplastische Knochenbildung) als endgültig widerlegt gelten darf. Dagegen läßt sich mit Sicherheit der Uebergang der Osteoblasten in Knochenkörperchen feststellen. „Untersucht man die jungen Markräume hinter den Ossifikationsrändern, so findet man dieselben anfänglich ganz und gar mit rundlichen Zellen erfüllt und von Zwischensubstanz keine Spur. Die jungen Knochenlamellen enthalten nun aber entschieden Zwischensubstanz und Zellen und es bleibt demnach nichts anderes übrig als anzunehmen, daß gleichzeitig mit der Umwandlung der Osteoblasten in Knochenzellen die Zwischensubstanz sich ablagert. Wie dies geschieht, ist verschieden aufgefaßt worden. Pinselt man feine Schnitte erweichter wachsender Knochen aus, so sieht man sehr häufig einzelne Markzellen (Osteoblasten) in verschiedenen Graden aus der eben entstandenen Knochengrundsubstanz hervorragen und findet dieselben

an der festsitzenden Seite mit kurzen Spitzchen versehen, während sie an der anderen noch ganz glatt sind. Liegen dieselben einmal ganz in einer sich bildenden Knochenlamelle drin, so zeigen sich die Zacken rings herum und bald (d. h. weiter nach innen), treten die echten sternförmigen Knochenzellen auf (Fig. 307b). Somit sind die Zellen nicht vorher schon sternförmig, sondern werden dies erst zur Zeit ihrer Einschließung in die verkalkende Grundsubstanz und bilden sich dann in dieser erst ganz aus, so daß sie zuletzt selbst untereinander zusammenhängen, ein Vorgang, der in seinen Einzelheiten noch nicht zu überschauen ist, aber auch von Bruch und Gegenbaur (l. c.) in derselben Weise aufgefaßt wird. Anderer Ansicht ist Waldeyer (l. c.), indem er die Grundsubstanz aus den peripheren Teilen der Osteoblasten hervorgehen läßt, so daß somit die Knochenzellen nur Reste der ursprünglichen Osteoblasten wären." (Kölliker.) Dieselbe Ansicht hat dann später auch Schaffer (l. c.) vertreten. Er nimmt mit J. Wolff „eine partielle und zwar oberflächliche Differenzierung des Protoplasmas der Osteoblasten als Quelle der Bildung von Knochengrundsubstanz an". Wie man sieht, treten uns hier abermals dieselben anscheinenden Gegensätze entgegen, wie in so vielen Fällen bei der Bildung von Skelettsubstanzen (Chitin, Knorpel u. a.): Absonderung oder Umwandlung. Während Kölliker und Gegenbaur, denen ich mich durchaus anschließe, eine Abscheidung (Sekretion) der Grundsubstanz des Knochens seitens der Osteoblasten annehmen, sprechen Waldeyer und Schaffer von einer Umwandlung des Protoplasmakörpers in Grundsubstanz, wobei Waldeyer sogar die Mehrzahl der Osteoblasten zur Gänze samt dem Kern in Grundsubstanz übergehen läßt. Als Gründe, welche entschieden gegen Waldeyer zu sprechen scheinen, führt Kölliker folgende an: „Erstens sind die Knochenzellen in junger eben gebildeter Knochensubstanz oft nicht kleiner als die Osteoblasten. Zweitens sind die Entfernungen der Knochenzellen voneinander meist derart, daß man, namentlich auch unter Berücksichtigung ihrer Größe nicht annehmen kann, daß die Zellen allein die Grundsubstanz des Knochens geliefert haben. Freilich gibt es auch Fälle, wo im Knochen Zelle dicht an Zelle sich befindet, allein solcher Knochen hat dann auch nur eine äußerst geringe Menge von Grundsubstanz. Drittens endlich scheiden die Osteoblasten an bestimmten Orten (Fig. 307a), ohne ihre Gestalt und Größe irgendwie zu ändern, zuerst eine zellenlose Knochengrundsubstanz ab, an welche dann erst nachträglich zellenhaltige Lamellen sich anreihen, in welchem Falle doch unmöglich angenommen werden kann, daß die fraglichen Lamellen und Balken aus verkalkten Teilen der Zellenleiber bestehen." (Kölliker.)

Noch so gut wie gar nichts wissen wir über die feineren Vorgänge bei der Absonderung der Knochengrundsubstanz und ihrer beiden Hauptbestandteile der kollagenen Fibrillen und des Kalkes. Sicher ist nur das eine, daß alle Knochensubstanz zuerst kalklos abgesondert wird und erst sekundär verkalkt (v. Ebner). Es erfolgt also offenbar auch hier eine periodische Sekretion im Verein mit einem Funktionswechsel der absondernden Zellen. Nach Hansen (Anat. Anz., Bd. 16, 1899, p. 435) sollen kollagene Fasern von den Osteoblasten an der Oberfläche in Form von dicken oder ganz feinen, recht kurzen, starren oder leicht gebogenen zugespitzten Fibrillen ausgeschieden werden. Zuerst liegen die Fibrillen mehr zerstreut, sehr gewöhnlich unregelmäßig nach allen Richtungen und bilden eine filzartige Bekleidung an der Innenseite der schon geöffneten oder noch ganz geschlossenen Knorpelhöhlen oder auch der primären Markräume (Hansen vertritt in der erwähnten Arbeit die Ansicht, daß die Knorpelzellen an der Verknöcherungsgrenze nicht zugrunde gehen, sondern persistieren und teils zu Markzellen, teils zu Osteoblasten werden). Nach und nach wird der Filz dichter. „In diesem so gebildeten Kollagenfilz gehen jetzt im Laufe der Entwicklung fortwährende Umlagerungen vor sich; die kürzeren, dickeren Fibrillen lösen sich in die dünneren auf, schmelzen mit ihren freien Enden zusammen, wachsen etc. und bilden so die

längeren, dünneren und nicht filzartig angeordneten Knochenfibrillen; ebenso ändert sich nach HANSEN die Richtung der Fibrillen, indem die mehr filzartige Anordnung verschwindet und sich gewisse Hauptrichtungen des Fibrillenverlaufes ausbilden." Es darf nicht unerwähnt bleiben, daß im Gegensatz zu der Mehrzahl der Untersucher (GEGENBAUR, KÖLLIKER, WALDEYER, V. EBNER) einige neuere Autoren (SPULER, V. KORFF, STUDNICKA) behauptet haben, daß nicht die ganze Knochengrundsubstanz (Fibrillen und verkalkte Zwischensubstanz) von den Osteoblasten gebildet werde, sondern daß besonders die Fibrillen von besonderen neben den Osteoblasten vorhandenen Bindegewebszellen gebildet werden. Den Osteoblasten wird nur eine ganz untergeordnete Rolle bei der Bildung der Knochengrundsubstanz zugeschrieben. Ich muß diese Ansicht für ganz verfehlt halten, denn sie steht im Widerspruch mit allen sonstigen Erfahrungen über die Beziehungen zwischen Stützsubstanzen und ihren so typisch entwickelten Bildungszellen, man braucht sich nur der in ihrer Anordnung den Osteoblasten so ähnlichen Spongoblasten zu erinnern. Auch die perichondrale Ossifikation erfolgt durch Osteoblasten, welche aus dem früher erwähnten, an der Oberfläche des Verkalkungspunktes befindlichen osteogenen Gewebe hervorgegangen sind (Fig. 308). Durch die Tätigkeit der Osteoblasten werden periodisch Schichten von grobfaseriger Knochensubstanz auch auf der Oberfläche des Knorpels gebildet; diese Knochenmassen unterscheiden sich besonders dadurch von dem enchondral gebildeten Knochen, daß sie keine Reste verkalkter Knorpelgrundsubstanz enthalten, da ja die Knochenbildung hier nur im Umkreise, nicht im Inneren des Knorpels erfolgt. Am perichondralen Knochen läßt sich auch die Bildung der ersten HAVERSschen Kanälchen verfolgen. Die perichondrale Knochenrinde entsteht nämlich nicht in fortlaufender gleichmäßig dicker Schicht, sondern man bemerkt an vielen Stellen Vertiefungen der Knochenrinde, in denen Blutgefäße, umgeben von Osteoblasten, liegen; anfangs sind die Vertiefungen nur gegen die Peripherie offene Rinnen; mit immer fortschreitender Verdickung der perichondralen Knochenschichten werden die Rinnen von außen geschlosssen und stellen nun HAVERSische Kanäle dar. Durch die Tätigkeit der in denselben eingeschlossenen Osteoblasten werden neue Knochenschichten (die späteren HAVERSschen Lamellen) gebildet (STÖHR). Erfahrungsgemäß wachsen Knochen (speziell der Röhrenknochen) nicht allein in die Länge, sondern sie nehmen auch im Querdurchmesser zu. Das Längenwachstum erfolgt auf Kosten des Epiphysen- und Gelenkknorpels, dessen untere Teile verkalken, dann eingeschmolzen werden, um dem Eindringen der Knochensubstanz Raum zu bereiten. Während dessen wächst der Gelenkknorpel nach oben durch Teilung seiner Zellen und Zunahme der Grundsubstanz. Das Dickenwachstum geschieht dadurch, daß auch unter dem Beinhautüberzug neue Knochenschichten entstehen, welche die Innenräume röhrenartig umscheiden. Es versteht sich von selbst, daß somit jede neue Lage weiter als die vorhergehende sein wird. Da aber jeder wachsende Knochen auch beträchtlich sich verlängert, so ist jede neue Knochenröhre ebenfalls länger als die Vorgängerin. Bei der Entwicklung der Röhrenknochen geht die periostale Knochenbildung der endochondralen stets voraus, sie beginnt zu einer Zeit, wo noch keinerlei Markraumbildung vorhanden ist (KAPSAMMER). Die knochenbildende Tätigkeit des Periostes bedingt es auch, daß eine Reproduktion der Knochen erfolgt, wenn die letzteren aus ihrem Periost geschält und reserviert werden. Ferner beruhen darauf die osteoplastischen Vorgänge, welche beobachtet werden bei der Transplantation ausgeschnittener Periostlappen.

Bei der endgültigen Gestaltung der Knochen spielt nun nicht allein die Neubildung von Knochensubstanz seitens der Osteoblasten eine Rolle, sondern in kaum minderem Grade auch Resorptionsvorgänge, wodurch bereits fertig gebildete Knochen-

substanz sowohl an der Oberfläche wie im Inneren des Knochens wieder der Zerstörung anheimfällt. Der erste, welcher die Aufmerksamkeit darauf lenkte, war der englische Chirurg John Hunter am Ende des 18. Jahrhunderts. Seine Lehre wurde aber fast gänzlich vergessen und erst durch Brullé und Hugueny (19) sowie Flourens (34) der Vergessenheit entrissen. Die größten Verdienste hat sich aber um diese Lehre unstreitig Kölliker (61) erworben, der schon 1850 darauf hinwies, daß nicht nur im Innern, sondern

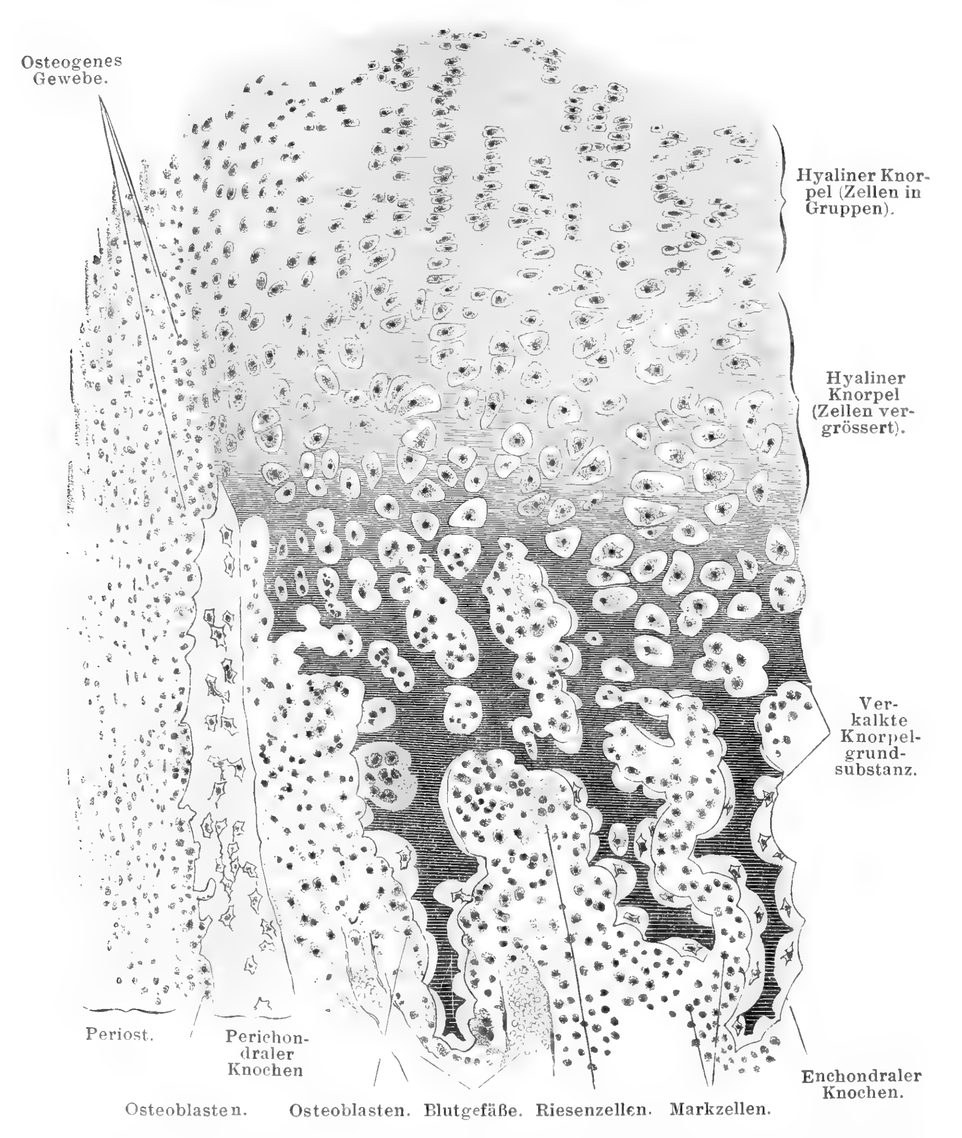


Fig. 308. Aus einem Längsschnitte der ersten Fingerphalanx eines 4-monatlichen menschlichen Embryo. 220 mal vergr. Im enchondralen Knochen sieht man schon zackige Knochenhöhlen mit Knochenzellen.

auch äußerlich in größerer oder geringerer Ausdehnung eine Resorption an Knochen stattfinde und daß die endgültige Knochengestalt sozusagen die Resultierende zwischen Neubildung und Zerstörung darstellt. Es sind diese Vorgänge von außergewöhnlichem physiologischem Interesse, denn sie zeigen in klarster Weise die beständige Wechselwirkung zwischen zelligen Elementen und bereits fertiger Grundsubstanz eines typischen Skelettgewebes. Solche Resorptionsvorgänge sind, soweit sie sich am ossifizierenden Knorpel (bei der endochondralen Ossifikation) abspielen, geradezu die Grundlage der Knochenbildung, denn der ursprüngliche Knorpel muß dabei zum großen Teil zerstört werden, aber nicht minder groß ist ihre Bedeutung für die bereits fertig gebildete Knochensubstanz und zwar ebenso sehr unter physiologischen wie auch unter pathologischen Verhältnissen. Nach SCHAFFER (98) sind an der Ossifikationsgrenze, wo eine direkte Eröffnung der Knorpelhöhlen und Auflösung der Grundsubstanz stattfindet, die Blutgefäße die alleinigen Vermittler der Resorption, während dort, wo lakunäre Resorption stattfindet, besondere Zellen, die Osteoklasten, die vermittelnde Rolle spielen, doch dürfte wohl KÖLLIKER im Rechte sein, wenn er solchen auch die Auflösung der Grundsubstanz des verknöchernden Knorpels zuschreibt. Ich kann nichts Besseres tun, als im wesentlichen die ausgezeichnete Darstellung zu wiederholen, welche KÖLLIKER von allen diesen Resorptionsprozessen gegeben hat.

Solche spielen sich sowohl an der äußeren Oberfläche wie auch im Inneren eines Knochens ab. So entstehen durch Resorption alle Räume der Substantia spongiosa und die großen Markhöhlen. An den Diaphysen der Röhrenknochen greifen dann diese Zerstörungen später auch auf die periostalen Ablagerungen über und dauern hier so lange, bis die Knochen ihren endlichen Umfang und Dicke der Wand erlangt haben, so daß in den Knochen der Erwachsenen nichts mehr vom fötalen und jungen Knochen enthalten ist. Das Vorhandensein der „Schaltlamellen“ in der Subst. compacta und v. EBNERS „Knochenbreccie“ beweisen, daß die HAVERSschen Lamellensysteme sich fortwährend auflösen, während neue gebildet werden. Diese Vorgänge beginnen mit der Zerstörung der Blätter des embryonalen, spongiösen, grobfaserigen Knochengewebes und dem Zusammenfließen der primitiven Markräume desselben und dauern, nachdem die ersten echten Lamellensysteme entstanden sind, bis zur endlichen Ausbildung der Subst. compacta fort, woraus ersichtlich ist, daß auch innerhalb dieser während der großen sie treffenden Wechsel, die mannigfachsten kleineren Veränderungen stattfinden. „Die an der äußeren Oberfläche der Knochen vor sich gehenden Resorptionen treten ebenso massenhaft auf wie die im Inneren und sind die Hauptfaktoren, welche die typische Gestalt eines Knochens bedingen. Um dies einzusehen, erwäge man, wie ein beliebiger kindlicher langer oder platter Knochen im Laufe der Zeit sich gestalten würde, wenn an seiner Außenfläche nur Anlagerungen stattfänden. Das Scheitelbein eines Fetus z. B. besitzt eine viel stärkere Krümmung als dasjenige des Erwachsenen und stellt sich nicht etwa nur wie ein aus der Mitte desselben ausgeschnittenes Stück dar; somit kann dessen Entstehung unmöglich einfach durch Randwachstum und Auflagerungen an beiden Flächen erklärt werden, selbst wenn man die letzteren an verschiedenen Stellen verschieden groß, ja selbst an einzelnen Orten ganz fehlend annehmen wollte. In derselben Weise läßt sich aus keinem Unterkiefer, keiner Rippe der betreffenden Knochen einer früheren Zeit herausschneiden und hat kein fertiger Knochen überhaupt genau die Umrisse und die Form seiner ersten Anlage.“ (KÖLLIKER.) (Bezüglich der Details muß auf die Monographie KÖLLIKERS verwiesen werden.)

Auf die großen Unterschiede der Krümmungsradien der Schädel jüngerer und älterer Feten ist bereits Welcker (121) aufmerksam geworden und hat sie als Einwand gegen die Lehre von Flourens (l. c.) geltend gemacht. Dieser war der Ansicht gewesen, das Schädeldach wachse durch Apposition an der Außenflache bei gleichzeitiger Resorption an der Innenfläche, wobei die einzelnen Schichten wie die Jahresringe eines Baumes aufeinander abgelagert werden sollten. Dies würde wie Welcker bemerkt, eine kolossale Materialverschwendung bedeuten. Er gelangte daher zu der Ansicht, daß das fötale Schädeldach von dem wachsenden Gehirn mechanisch aufgebogen werde. Zugunsten dieser Meinung wäre zu erwähnen, daß Welcker in ausgeschnittenen Streifen der fötalen Schädelwand Spannungen fand, welche die Streifen einrollen, also von einer Aufbiegung der Schädelwand hergeleitet werden können. Ein interstitielles Wachstum lehnt er demgeachtet ab und begegnet sich in diesem Punkte mit Kölliker, welcher die Entwicklung des Schädels durch ungleichmäßige Appositionen und Resorptionen an den Flächen und durch Knochenappositionen an den Nathlinien zustande kommen läßt. Die Ansichten von Flourens und diejenigen von Kölliker haben, wie Thoma (108) bemerkt, das Gemeinsame, daß sie das Wachstum des Schädeldaches ausschließlich durch Apposition und Resorption von Knochengewebe zustande kommen lassen. Während aber Flourens dasselbe der Ablagerung der Jahresringe der Baumstämme vergleicht, mit dem Unterschiede, daß die älteren Jahresringe wieder der Resorption verfallen, denkt sich Kölliker den Vorgang in der Weise, daß die Appositionen und Resorptionen sich vorwiegend an den Rändern der Schädelknochen vollziehen. Beiden Anschauungen wiederspricht Thoma. Er ist der Meinung, daß dem Scheitelbein ein interstitielles Wachstum zukommt, und daß dieses interstitielle Wachstum mindestens diejenige Größe besitzt, welche die Zunahme der Krümmungsradien unbedingt verlangt.

Hier interessiert vor allem der Vorgang der Resorption und die Art und Weise wie sie zustande gebracht wird. Alle Resorptionsflächen von Knochen (und Zähnen), mögen dieselben im Inneren oder an der äußeren Oberfläche sich finden, zeigen ohne Ausnahme kleine mikroskopische Grübchen, welche als „Howshipsche Lakunen“ bekannt sind. Eine mit solchen Grübchen besetzte Knochenfläche sieht aus, „als wenn mit Hohlmeißeln verschiedener Größe in wechselnder Menge und Verteilung Stücke aus derselben ausgeschnitten worden wären“ (Fig. 309). In diesen Grübchen finden sich große vielkernige Zellen, die von Kölliker so bezeichneten „Ostoklasten“ (οστεοκλάςτης, der Knochenbrecher). Beim Menschen messen die Osteoklasten 43—91 μ Länge, 30—40 μ Breite und 16—17 μ Dicke und sind hüllenlose Protoplasten. Beim Kalbe beschreibt Kölliker an einer Seite eine Art von Wimperbesatz. „Im Innern enthalten sie oft zweierlei Granula, helle und dunkle, die beide in Kalilauge und die letzteren auch in Essigsäure sich lösen.“ Sie haben nach demselben Autor die Bedeutung von umgewandelten jungen Markzellen und entstehen an vielen Orten durch Umwandlung von Osteoblasten. Nach Schaffer ist das Vorkommen von Osteoklasten immer an die Gegenwart von Gefäßen gebunden und er wirft die Frage auf, ob nicht Gefäßenden oder ausgebuchtete Stellen von Gefäßen samt ihrem Inhalt an weißen und roten Blutkörperchen eine Umwandlung in solche vielkernige Riesenzellen erfahren können. „Bei der Frage nach dem chemischen Agens, welchem die Osteoklasten gleichsam als Filter dienen (wohl richtiger welches sie absondern B.), müssen wir immer wieder an den natürlichen Kohlen-

säuregehalt des Blutes denken und würden Injektionsversuche, die zur Lösung dieser Frage jedenfalls wichtig wären, die Gefäßchen, die mit den Riesenzellen in so inniger Verbindung stehen, als erweiterte Venenkapillaren erweisen, so dürfte der, wenn auch wenig größere Kohlensäuregehalt derselben sehr zugunsten einer solchen Annahme sprechen." (SCHAFFER.) KÖLLIKER vermutet wohl ganz richtig, daß die Osteoklasten in ähnlicher Weise wie Pilze Hartgebilde (Schuppen, Muschelschalen, Knochen) zerstören, die Knochensubstanz zum Untergange bringen und auf chemischem Wege (wie? B.) deren leimgebende Substanz zusammen mit den Erdsalzen langsam auflösen, ohne daß das Knochengewebe selbst hierbei sich irgendwie beteiligt und mit seinen eigenen Zellen eine Rolle spielt.

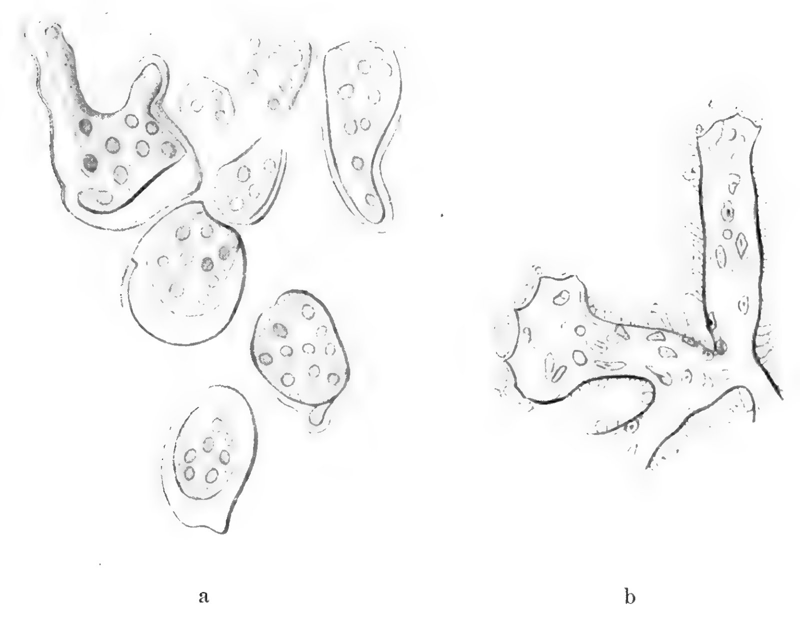


Fig. 309. a Ostoklasten in HOWSHIPschen Grübchen von Sinus frontalis des Kalbes. b Ein Knochenbalken vom Unterkiefer eines Kalbsfötus mit HOWSHIPschen Gruben und Ostoklasten an seinen beiden gegen die Alveole gerichteten Enden und einem dickeren Osteoblasten-Beleg. (Nach KÖLLICKER.)

Sowohl die Bildung von Knochensubstanz seitens der Osteoblasten wie deren Zerstörung (Resorption) durch die Osteoklasten erscheint, wenn man von pathologischen Verhältnissen ganz absieht, die hier nicht zu erörtern sind, zweifellos von gewissen spezifischen Reizen abhängig. Die funktionellen Knochenstrukturen legen dafür ausreichend Zeugnis ab. Leider sind die hier obwaltenden äußerst komplizierten Verhältnisse noch recht wenig bekannt und eingehende experimentelle Untersuchungen wären sehr vonnöten.

Nach den bisherigen Erörterungen könnte es scheinen, als ob unter allen Umständen die Anbildung von Knochensubstanz durch vermehrte mechanische Inanspruchnahme (Zug oder Druck) gesteigert, im entgegengesetzten Falle aber eine Resorption derselben bedingt würde. Dies ist nun aber keineswegs ausnahmslos der Fall. In betreff der Momente, welche an bestimmten Stellen

eine Entwicklung von Osteoklasten und als Folge davon eine Resorption der Knochen hervorrufen, hat schon Kölliker die Vermutung ausgesprochen, „daß es in erster Linie ein von den die Knochen umgebenden und denselben anliegenden Weichteilen ausgeübter Druck ist, der hier von Einfluß ist“ und schließt sich somit der zuerst von L. Fick vertretene Lehre an, „daß die Knochen im Laufe der regelrechten Entwicklung nur in die Lücken oder in die Gegenden sich hineinbilden, wo diese letzteren, d. h. vor allem die Muskeln, nervösen Gebilde und Gefäße, dem Knochenwachstum keinen Widerstand entgegensetzen, während sie an den Orten, wo die Weichteile einen Druck auf sie ausüben, schwinden“ (L. Fick). In der Tat ist es seit lange bekannt, daß Druckwirkungen, welche auf die mit Periost (resp. Endost) bekleideten Flächen von Knochen einwirken, in der Regel sehr bald Schwund oder wenigstens Wachstumshemmung der Knochensubstanz zur Folge haben. Auch Roux hat hiermit in Uebereinstimmung schon 1887 den Satz aufgestellt, „daß der Knochen bloß an den mit ‚Knorpel‘ bedeckten Flächen starken Druck dauernd aufzunehmen vermag; während an Stellen, wo viel schwächerer Druck dauernd auf mit Periost oder Endost bekleidete Flächen stattfindet, Schwund der Knochen an dieser Druckaufnahmefläche die Folge ist, sofern die Größe des Druckes nicht eben unter einer gewissen Grenze liegt, so z. B. nicht geringer ist, als der mittlere Blutdruck in der Vena jugularis interna am Foramen jugulare, dessen Weite bei gesteigertem Druck vergrößert wird“ (W. Roux). Es konkurrieren also bei der funktionellen Gestaltung der Knochen zwei antagonistisch wirkende Momente, einmal die von den überknorpelten Flächen (also den Berührungsflächen der Skeletteile) aus stattfindenden Druckwirkungen, zu welchen sich noch die von den Anheftungsstellen der Muskeln und Bänder aus stattfindenden Zugwirkungen gesellen und andererseits diejenigen Druckwirkungen, welche auf mit Periost (resp. Endost) bekleidete Flächen einwirken. Letztere sind meist schwach im Verhältnis zu den ersteren Beanspruchungen, weshalb die innere Struktur nur wenig an sie angepaßt ist; trotzdem zeigt es sich aber, daß gerade diese Einwirkungen einen ganz unverhältnismäßig hohen Einfluß auf die Gestalt der Knochen ausüben, welcher Einfluß die durch die ersteren, viel kräftigeren Beanspruchungen bedingte Gestalt erheblich abzuändern vermag.

Diese Eigenschaft der mit Periost überkleideten Knochenflächen, dem Druck (nicht dem Zug) so leicht durch Schwund oder Wachstumshemmung nachzugeben, wie sie sich z. B. in dem Schwund der Knochen durch anliegende Tumoren selbst durch erweiterte Venen bekundet, ist nötig, da der Knochen die Fähigkeit haben muß, dem Wachstum der ihn ernährenden Gefäße und durchtretenden Nerven nachzugeben (W. Roux). Zieht man dies in Betracht, so erklären sich manche selbst hochgradige Abweichungen von der funktionellen Gestalt, wie wir sie uns lediglich nach dem Druck auf die überknorpelten Flächen und dem Zug der Bänder und Muskeln konstruieren würden.

Jedenfalls müssen wir mit der merkwürdigen Fähigkeit der Osteoblasten (resp. Osteoklasten) rechnen, auf qualitativ gleiche Reize je nach Umständen in ganz verschiedener Weise zu reagieren, so daß die funktionelle An-

passung der Knochen eben auch wieder nur auf bestimmte, an sich aber völlig unerklärliche oder doch unerklärte Reaktionen lebender Zellen zurückgeführt werden kann.

Literatur.

Knochen.

1. **Aeby, C.**, *Ueber vergleichende Untersuchungen der Knochen. Ctbl. f. med. Wiss., 1872.*
2. — *Ueber die Konstitution des phosphorsauren Kalkes der Knochen. Journ. f. prakt. Chem., 1872.*
3. — *Ueber die Beziehungen des Knochenknorpels zum Kalkphosphat. Ctbl. f. med. Wiss., 1873.*
4. — *Ueber die verschiedene Widerstandsfähigkeit der Knochen im toten und lebenden Zustande. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1874.*
5. — *Ueber der Metamorphose der Knochen. Journ. f. prakt. Chem., N. F. Bd. 7 (1873), p. 308; ferner Bd. 5 (1872), Bd. 6 (1873), p. 169, Bd. 9 (1874), p. 469, Bd. 10 (1874), p. 408.*
6. **Albert, E.**, *Einführung in das Studium der Architektur der Röhrenknochen, Wien, A. Hölder, 1900.*
7. — *Architektur der Tibia. Wiener med. Wochenschr., 1900, No. 4—6.*
8. — *Architektur des Talus. Wiener klin. Rundschau, Jahrg. 14, No. 10, p. 185.*
9. — *Architektur des Oberarmes. Časopis českyeh lekaru, 1900.*
10. — *Architektur des Fersenbeines. Wien. med. Presse, Jahrg. 41, No. 1, p. 10.*
11. **Ambronn, H.**, *Ueber die optischen Eigenschaften sehr enger Spalten. Ann. d. Phys. u. Chem., Bd. 48 (1893), p. 117.*
12. **Bach, C.**, *Elastizität und Festigkeit, 3. Aufl., 1898.*
13. **Bahr, E.**, *Der Oberschenkelknochen ein statisches Problem. Ztschr. f. wiss. Orthopädie, Bd. 7, p. 522.*
14. **v. Bibra, E.**, *Chemische Untersuchungen über Knochen und Zähne des Menschen und der Wirbeltiere, Schweinfurt 1844.*
15. **Bielfeld, P.**, *Ueber die Schwefelsäure in der Knochenasche. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 25, p. 350.*
16. **Billroth, Th.**, *Ueber Knochenresorption. Arch. f. klin. Chir., Bd. 2 (1862).*
17. **Boldt, M.**, *Das Rückenschild von Ceratophrys dorsata (Frosch mit Hautknochen). Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Hist., Bd. 32 (1911), p. 107.*
18. **Brachet, A.**, *Etude sur la reproduction et le développement des os longs chez les oiseaux. Journ. internat. de l'Anat. et de la Physiol., T. 10 (1893), p. 391.*
19. **Brullé, E.** et **Hugueny, J.**, *Expériences sur le développement des os dans les mammifères et les oiseaux. Ann. de Sc. nat., T. 3 (1845), p. 283.*
20. **Busch, E.**, *Zur weiteren Begründung der Osteoklastentheorie. Verhandl. d. Physiol. Ges. Berlin, 1879, No. 10.*
21. — *Die 3 Theorien der Knochenbildung. Ebenda, 1879/80, No. 1.*
22. **Culmann, E.**, *Die graphische Statik, Zürich 1866.*
23. **David, M.**, *Die histologischen Befunde bei Einheilung von lebendem und totem Knochenmaterial in Knochendefekte. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt., 1898, p. 384.*
24. **Deutsch, J.**, *De penitiori ossium structura observationes. Vrat.-Diss., 1834.*
25. **v. Ebner, V.**, *Ueber den feineren Bau der Knochensubstanz. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., math.-naturwiss. Kl., Abt. 3, Bd. 72 (1875—76), p. 49.*
26. — *Untersuchungen über die Anisotropie organischer Substanzen, Leipzig 1882.*
27. — *Sind die Fibrillen des Knochengewebes verkalkt oder nicht. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 29 (1887), p. 213.*
28. —
29. — *Untersuchungen über das Verhalten des Knochengewebes im polarisierten Licht. Sitz.-ber. d. Wiener Akad., math.-naturwiss. Kl., Abt. 3, Bd. 70 (1874), p. 105.*
30. — *Ueber Ranviers Darstellung der Knochenstruktur nebst Bemerkungen etc. Ebenda, Bd. 75 (1877), p. 155.*
31. — *Ueber Fasern und Waben. Ebenda, Bd. 119 (1910), p. 307.*
32. — *Ueber Gewebsentwicklung und Phylogenese. Verhandl. d. Anat. Ges., 25. Vers. Leipzig, 1911, p. 3.*
33. **Fick, L.**, *Ueber die Ursachen der Knochenformen, Göttingen 1857.*

33a. — *Neue Untersuchungen über die Ursache der Knochenformen, Marburg 1858.*

34. **Flourens,** *Expériences sur la resorption et la reproduction successives des têtes des os. Ann. de Sc. nat., T. 4 (1846), p. 358.*
35. — *Théorie expérimentelle de la formation des os, Paris 1847.*
36. **Gabriel, S.,** *Chemische Untersuchungen über die Mineralstoffe der Knochen und Zähne. Ztschr. f. phys. Chemie, Bd. 18 (1894), p. 281.*
37. **Gassmann, Th.,** *Chemische Untersuchungen von gesunden und rhachitischen Knochen. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 70 (1910/11), p. 161.*
38. — *Die Darstellung eines dem Apatit-Typus entsprechenden Komplexsalzes und seine Beziehungen zum Knochenbau. Ebenda, Bd. 83 (1913), p. 403.*
39. **Gebhardt, W.,** *Ueber quantitative und qualitative Verschiedenheiten in der Reaktion des Knochengewebes auf mechanische Einwirkungen. Verhandl. d. Anat. Ges. zu Halle, 1902.*
40. — *Ueber den funktionellen Bau einiger Zähne. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 10 (1900).*
41. — *Ueber funktionell wichtige Anordnungsweisen der gröberen und feineren Bauelemente des Wirbeltierknochens. I. Allg. Teil. Ebenda, Bd. 11 (1901), Heft 3 u. 4, p. 383 und Bd. 12, Heft 1 u. 2, p. 1. II. Spez. Teil. Ebenda, Bd. 20 (1905), p. 187.*
42. — *Ueber funktionelle Knochengestalt. Ztschr. f. orthopäd. Chir., Bd. 27 (1910), Beilageheft.*
43. **Gegenbaur, C.,** *Ueber das Skelettgewebe der Cyclostomen. Jenaische Ztschr., Bd. 5 (1870).*
44. — *Ueber die Bildung des Knochengewebes. Ebenda, Bd. 1 (1864) u. Bd. 3 (1867).*
45. **Du Hamel, E.,** *Sur le développement et la crue des os des animaux. Hist. de l'Acad. Roy. des Sc., 1742 et 1743.*
46. **Hartmann, L.,** *Distribution des déformations dans les métaux somnis à des efforts, Paris 1896.*
47. **Hasse, C.,** *Ueber den Bau und die Entwicklung des Knorpels bei den Elasmobranchiern. Zool. Anz., 1879, p. 325, 351, 371.*
48. **Helferich, H.,** *Zur Lehre vom Knochenwachstum. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., 1877, p. 93.*
49. **Hirsch, H. H.,** *Ueber Amputationsstümpfe im allgemeinen und eine neue Amputationsmethode. Inaug.-Diss. Kiel, 1893/94.*
50. — *Die mechanische Bedeutung der Schienbeinform, Berlin 1895.*
51. — *Ueber eine Beziehung zwischen dem Neigungswinkel des Schenkelhalses und dem Querschnitt des Schenkelbeinschaftes. Anat. Hefte, Bd. 11 (1899).*
52. **Hoppe-Seyler, F.,** *Physiol. Chem., Bd. 1 (1877), p. 104f.; Arch. f. pathol. Anat., Bd. 24 (1862), p. 13.*
53. **Hülsen, C.,** *Spezifisches Gewicht, Elastizität und Festigkeit des Knochengewebes. Anz. d. biol. Labor. St. Petersburg, 1898, p. 1.*
54. **Israel, O.,** *Untersuchungen über die Beschaffenheit des Röhrbeines (Metacarpus) von Lauf- und Schrittpferden. Inaug.-Diss. Jena, 1909.*
55. **Kapsammer, G.,** *Die periostale Ossifikation. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 50 (1897), p. 315.*
56. **Kassowitz,** *Die normale Ossifikation I u. II. Wiener med. Jahrb., 1879 u. 1881.*
57. **Kastschenko, N.,** *Ueber die Gewebe und Architektur der Batrachierknochen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 19 (1881).*
58. **Kölliker, A.,** *Ueber verschiedene Typen in der mikroskopischen Struktur des Skelettes der Knochenfische. Würzb. Verhandl., Bd. 9 (1858), p. 257.*
59. — *Handb. d. Gewebelehre, 6. Aufl., Bd. 1 (1889).*
60. — *Ueber Verknöcherung bei Rhachitis. Mitteil. d. Züricher naturforsch. Ges., 1847, p. 73.*
61. — *Die normale Resorption des Knochengewebes, Leipzig, Vogel, 1873.*
62. — *Der feinere Bau des Knochengewebes. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 44 (1894), p. 657.*
62a. — *Knochenresorption und interstitielles Knochenwachstum. Verh. d. Würzburger phys.-med. Ges. 1873. — Weitere Beobachtungen über das Vorkommen und die Verbreitung typischer Resorptionsflächen an Knochen. Ibid., Bd 3 (1872), N. F.*
63. **Landois, L.,** *Untersuchungen über die Bindesubstanz und den Verknöcherungsprozeß derselben. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 16 (1866).*
64. **Langerhans, E.,** *Beitrag zur Architektur der Spongiosa. Virchows Arch., Bd. 61.*
65. **Leser, E.,** *Ueber histologische Vorgänge an der Ossifikationsgrenze mit besonderer Berücksichtigung des Verhaltens der Knorpelzellen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 32 (1888).*

66. **Lessing, J.**, *Ueber ein plasmatisches Gefäßsystem in allen Geweben insbesondere in Knochen und Zähnen, Hamburg 1846.*

66a. **Leukart, R.**, *und* **Bergmann,** *Anat.-physiol. Uebersicht des Tierreiches 1855.*

67. **Levy, Moritz,** *Chemische Untersuchungen an osteomalacischen Knochen. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 19 (1894), p. 239.*

68. **Leydig, F.**, *Beitrag zur mikroskopischen Anatomie der Rochen und Haie, 1852.*

69. **Lieberkühn, E.**, *Ueber die Ossifikation des hyalinen Knorpels. Müllers Arch., 1860—1864.*

70. **Liesegang, Raph. E.**, *Beitrag zur Kolloïdchemie des Lebens, Dresden, Th. Steinkopf, 1909.*

71. **Mall, F. P.**, *On ossification centers. Amer. Journ. of Anat., Vol. 5 (1906).*

72. **Marschall, W.**, *Ueber die knöchernen Schädelhöcker der Vögel. Niederl. Arch. f. Zool., Bd. 1 (1872).*

73. **Matschinsky, N.**, *Ueber das normale Wachstum der Röhrenknochen des Menschen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 39 (1892).*

74. **Mays, K.**, *Bindegewebsfibrille und Verkalkung. Beitr. z. pathol. Anat. u. allg. Pathol., Festschr. f. Arnold, p. 79.*

75. — *Vgl. auch Virchows Arch., Bd. 75 (1879), p. 112.*

76. **Messerer, O.**, *Ueber Elastizität und Festigkeit der menschlichen Knochen, Stuttgart 1880.*

77. **v. Meyer, H.**, *Die Architektur der Spongiosa. Reichert u. Du Bois Arch., 1867, p. 87.*

78. — *Zur genaueren Kenntnis der Substantia spongiosa der Knochen. Festschr. f. Bischoff, Stuttgart 1882.*

79. — *Die Statik und Mechanik des menschlichen Knochengerüstes, Leipzig 1873.*

80. **Mirva, S.**, *und* **Stoeltzner, W.**, *Ueber die bei jungen Hunden durch kalkarmes Futter entstehenden Knochenerkrankungen. Zieglers Beitr. z. Pathol., Bd. 24 (1908), p. 578.*

81. **Mohr, O.**, *Welche Umstände bedingen die Elastizitätsgrenze und den Bruch eines Materials? Ztschr. d. Ver. d. Ingen., 1900, No. 45 u. 46.*

82. **Müller, Heinrich,** *Ueber die Entwicklung der Knochensubstanz nebst Bemerkungen über den Bau rhachitischer Knochen. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 9 (1858).*

83. — *Ueber Verknöcherung. Würzburger Verhandl., Bd. 4 (1863), p. 29.*

84. **Nesbitt, R.**, *Human osteogeny explained in two lectures, London 1731 u. 1736.*

85. **Nowikoff, M.**, *Untersuchungen über die Struktur der Knochensubstanz. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 102 (1909), p. 122.*

86. **Pommer, G.**, *Untersuchungen über Osteomalacie und Rhachitis, Leipzig, Vogel, 1885.*

87. — *Ueber die lakunäre Resorption in erkrankten Knochen. Sitz.-ber. d. Wien. Akad., Abt. 3, Bd. 83 (1881).*

88. — *Ueber die Osteoklastentheorie. Virchows Arch., Bd. 92 (1883).*

89. **Purkyně, E.**, *und* **Deutsch,** *De penitiori ossium structura, 1834.*

89a. **Ranvier, L.**, *Traité technique d' Histologie 1875.*

90. **Rauber, A.**, *Elastizität und Festigkeit der Knochen, Leipzig 1876.*

91. — *Lehrb. d. Anat., 5. Aufl., Leipzig 1897.*

92. **Retterer, Ed.**, *De l'ossification enchondrale. Compt. rend. Soc. Biol., 1898, p. 389.*

93. **Ribbert,** *Ueber senile Osteomalacie und Knochenresorption im allgemeinen. Virch. Arch , Bd. 80 (1880).*

94. **Rosenthal, O.**, *Ueber die Veränderung des Knorpels vor der Verknöcherung. Inaug.-Diss. Berlin, 1875.*

95. **Roux, W.**, *Gesammelte Abhandl. I u. II.*

96. **Schaffer, J.**, *Ueber die Fähigkeit des Periostes Knorpel zu bilden. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 5 (1897).*

97. — *Ueber den feineren Bau fossiler Knochen. Sitz.-ber. d. Wiener Akad. Abt. 3, 1889, p. 319.*

98. — *Die Verknöcherung des Unterkiefers und die Metaplasiefrage. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 32 (1888), p. 32.*

98a. — *Ueber den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes etc. IV. Teil. Z. f. wiss. Zool., 105. Bd. (1913), p. 280.*

99. **Schmied-Monnard, C.**, *Die Histogenese der Knochen der Teleostier. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 39 (1883), p. 133.*

100. **Schmidt, R.**, *Vergleichend-anatomische Studien über den mechanischen Bau der Knochen und seine Vererbung. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 65 (1899), p. 65.*

101. **Schoeney, L.**, *Ueber den Ossifikationsprozeß bei Vögeln. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 12 (1876).*

101a. **Schrodt, M.**, *Vergleichende Knochenuntersuchungen am Skelette eines Fleischfressers Inaug.-Diss. Jena, 1876 und Landw. Versuchsstationen, Bd. 19 (1876). Hier auch ältere Literatur.*
102. **Schulz, K.**, *Das elastische Gewebe in Periost und Knochen. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 6 (1895).*
103. **Solger, B.**, *Ueber die Architektur der Stützsubstanzen, Leipzig 1892.*
104. **Spuler, A.**, *Ueber die Verbindungskanälchen der Höhlen der Knochenzellen. Anat. Anz., Bd. 14 (1898), p. 289.*
105. **Stephan, P.**, *Sur les cellules propres de la substance osteoïde de poissons teleostiens. Compt. rend. Soc. Biol., 1898, p. 551.*
106. **Steudener, E.**, *Beitrag zur Lehre von der embryonalen Knochenentwicklung und dem Knochenwachstum. Abhandl. d. Naturforsch. Ges. zu Halle, 1877.*
107. **Stöhr, P.**, *Lehrb. d. Histol., 11. Aufl., Jena, G. Fischer.*
107a. **Strelzoff, J.**, *Ueber die Histogenese der Knochen. J. Ebert, Unters. aus dem path. Inst. zu Zürich, Leizig (Engelmann) 1873.*
108. **Thoma, R.**, *Untersuchungen über das Schädelwachstum und seine Störungen. I. Die Spannung der Schädelwand. Virchows Arch., Bd. 206 (1911). II. Das fetale Wachstum. Ebenda, Bd. 212 (1913), p. 1.*
109. — *Synostosis suturae sagittalis cranii. Ebenda, Bd. 188 (1907).*
110. **Triepel, H.**, *Die Stoßfestigkeit der Knochen. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., 1900, p. 229.*
111. — *Einführung in die physikalische Anatomie I u. II, Wiesbaden, Bergmann, 1902.*
112. — *Die trajektoriellen Strukturen, 1908.*
113. **Valentin, G.**, *Die Untersuchungen der Pflanzen- und Tiergewebe im polarisierten Licht, Leipzig 1861.*
114. **Virchow, R.**, *Ueber Bildung und Umbildung von Knochengewebe im menschlichen Körper. Berl. klin. Wochenschr., 1875, No. 1 u. 2.*
115. **Waldeyer**, *Ueber den Ossifikationsprozeß. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 1 (1865), p. 120.*
116. **Wegner, G.**, *Ueber das normale und pathologische Wachstum der Röhrenkochen. Virchows Arch., Bd. 61 (1889).*
117. **Weiske, H.**, *Ueber die Zusammensetzung der Fischschuppen und Fischknochen. Ztschr. f. phys. Chem., Bd. 7 (1883), p. 472.*
118. — *Zur Chemie des Glutins. Ebenda, Bd. 7 (1882), p. 460.*
119. — *Beitrag zur Knochenanalyse. Ebenda, p. 474.*
120. — *Versuche über die Wirkung einer Beigabe von Ca-, Sr- und Mg-Karbonat zu einem kalkarmen aber phosphorsäurereichen Futter auf die Zusammensetzung des Skelettes. Ztschr. f. Biol., N. F. Bd. 31 (1895), p. 421.*
121. **Welcker, H.**, *Untersuchungen über Wachstum und Bau des menschlichen Schädels, Leipzig 1862.*
122. **Werner, A.**, *Neuere Anschauungen auf dem Gebiet der anorganischen Chemie. Ber. d. Berl. Akad., Bd. 40 (1907), p. 4447.*
123. **Wertheim, G.**, *Mém. sur l'élasticité et la cohésion des principaux tissus du corps humain. Ann. de Chim. et de Physique, (3) T. 21 (1847), p. 385.*
124. **Wildt, E.**, *Ueber die Zusammensetzung der Knochen des Kaninchens in verschiedenen Altersstufen. Inaug.-Diss. Leipzig, 1872.*
125. **Wolfermann, J.**, *Beitrag zur Kenntnis der Architektur der Knochen. Du Bois Arch., 1872.*
126. **Wolff, J.**, *Das Gesetz der Transformation der Knochen, Berlin 1892.*
127. — *Die Lehre von der funktionellen Pathogenese der Deformitäten. Arch. f. klin. Chirurg., Bd. 53 (1896).*
128. — *Die Lehre von der funktionellen Knochengestalt. Virchows Arch., Bd. 155, Heft 2, p. 256.*
129. — *Ueber die innere Architektur der Knochen. Ebenda, Bd. 50 (1875), p. 389.*
130. — *Ueber die normale und pathologische Architektur der Knochen. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1901, Suppl.*
131. — *Bemerkungen zur Demonstration von Röntgenbildern der Knochenarchitektur. Berl. klin. Wochenschr., 1900, No. 18 u. 19.*
132. — *Ueber die Wechselbeziehungen zwischen der Form und der Funktion der einzelnen Gebilde des Organismus, Leipzig 1901.*
133. **Zalesky, N.**, *Medizinich-chemische Untersnchungen von Hoppe-Seyler, Bd. 1 (1866), p. 38.*
134. **Zschokke, E.**, *Weitere Untersuchungen über das Verhältnis der Knochenbildung zur Statik und Mechanik des Vertebratenskelettes, Zürich 1892.*
135. — *Ueber Entwicklungsstörungen der Knochen. Ztschr. f. Tier-Medizin, Bd. 3, Heft 1, p. 9.*







